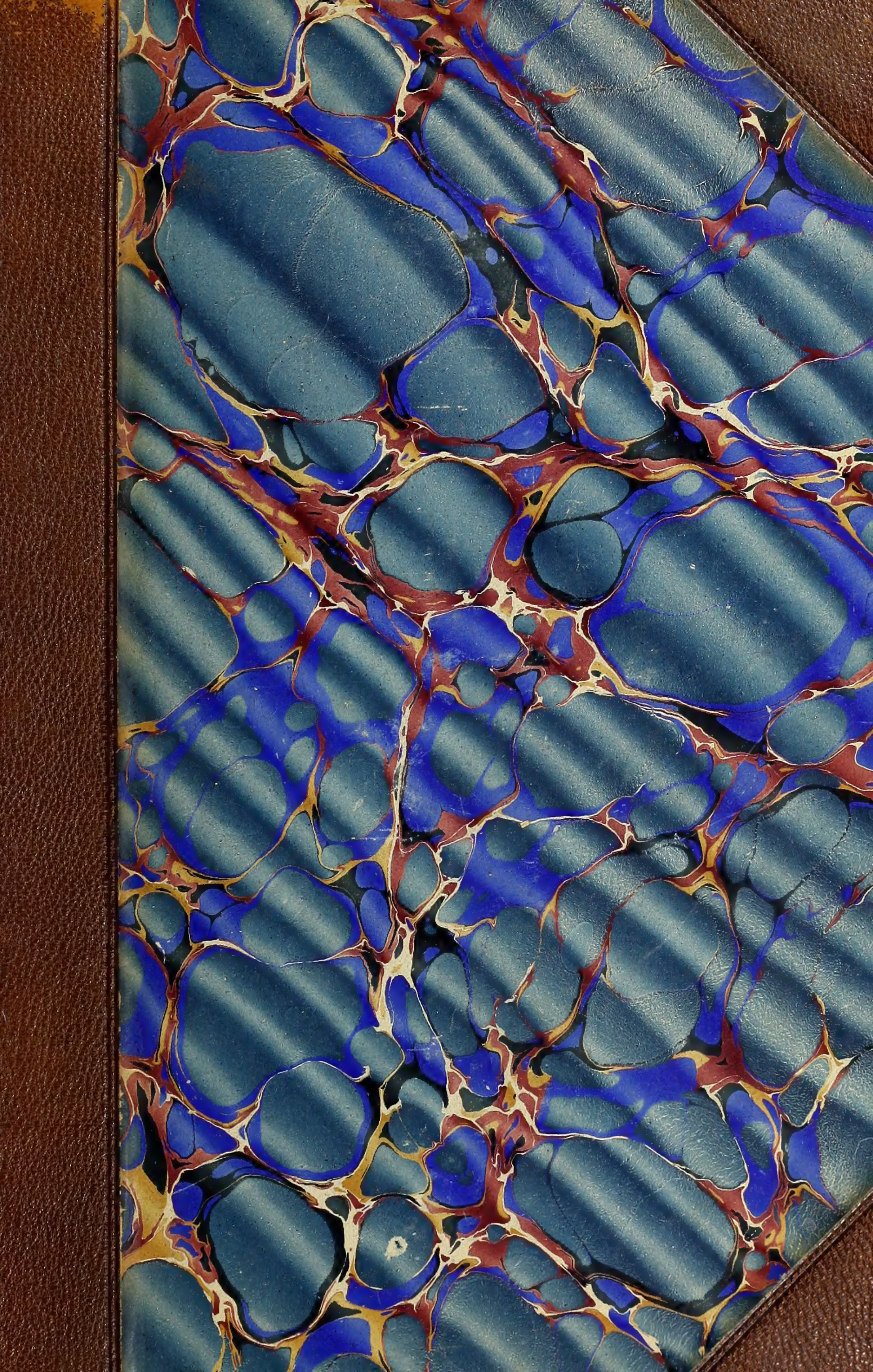


SHOUT
SHARE
IT

S. 4/6.

ep covers.

82e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. III. N° 1.

14 APR. 1906

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME III. — N° 1.

[Ce cahier commence l'abonnement aux Tomes III et IV.]

BRITISH MUSEUM NATURAL HISTORY

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1906

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en mars 1906.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I et II de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*)
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.		330 fr.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

584

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME III

BRITISH MUSEUM NATURAL HISTORY

PARIS
MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1906

Droits de traduction et de reproduction réservés.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DE LA
FLORE SOUTERRAINE DE FRANCE

Par M. JACQUES MAHEU

PREMIÈRE PARTIE

INTRODUCTION

Le travail que nous présentons ici n'a en aucune façon la prétention de donner une connaissance parfaite de la flore souterraine, même limitée à notre propre pays ; une pareille entreprise offre des difficultés de toutes natures qui ne peuvent être vaincues qu'avec le temps. Les matériaux d'études manquant totalement dans les herbiers français, nous aurions été obligé de nous adresser à l'Autriche pour obtenir communication de ceux d'Hoffmann, de Pokorny et de Welwitsch. D'ailleurs, c'eût été dépasser le but que nous poursuivons et qui consiste uniquement dans l'étude de la flore souterraine de France et de quelques pays d'Europe.

Il nous a donc fallu aller nous-même sur place récolter les éléments nécessaires à nos études, et nous avons passé plus de sept années à la recherche et à l'examen des plantes recueillies.

Les cavités très profondes que nous avons dû explorer, comme par exemple l'Aven Armand (219 m.) et Corgnes (123 m.), soit situées, en général, sur des plateaux désertiques dépourvus de voies de communications et éloignées de tout village. Il a fallu organiser des expéditions longues, fatigantes et coûteuses, et traîner avec nous un matériel encombrant : cordes, échelles de cordes, bateau de toile, tente, vivres, objets de campement. Mais, dans de pareilles conditions, il n'était guère possible d'examiner sur place les échantillons recueillis.

Notre travail ne peut donc être qu'un premier essai et nous aurions hésité à le présenter aujourd'hui, malgré la nouveauté de quelques-uns des résultats obtenus, si nous n'avions eu le désir d'élucider dès maintenant quelques questions dont la solution peut éclairer certains problèmes de la physiologie végétale.

L'origine de la flore souterraine, les modifications subies par les végétaux sous l'influence du changement de milieu, les variations morphologiques et surtout l'action des différents facteurs cavernicoles sur les organes de reproduction : telles sont les questions qui se présentaient à notre étude.

De l'action du milieu sur certaines espèces résultent de véritables formes nouvelles que nous avons souvent été obligé de nommer ; il est donc nécessaire de nous expliquer une fois pour toutes à ce sujet. Dans les formes créées par nous, il faut voir des types venus de l'extérieur et ayant acquis, par suite de l'ambiance, des caractères particuliers, bien différents du vrai type. Quant aux noms donnés, ils ont eu pour but d'éviter la répétition fréquente de descriptions longues et fastidieuses.

Tout en déplorant la multiplicité des termes nouveaux, nous invoquerons, pour notre excuse, l'opinion d'Huxley (1) : « Si nous trouvons que l'ordre naturel est plus facilité par l'usage d'une terminologie particulière ou d'une série de symboles que par une autre, il est de notre clair devoir de nous servir de la première, aucun inconvénient n'en pouvant résulter tant que nous n'oublierons pas qu'il s'agit simplement de termes et de symboles ».

Avant d'exposer le résultat de nos recherches, nous sommes heureux d'adresser l'hommage de notre reconnaissance à

---

(1) Huxley, *On the physical basis of Life. Collected essais*. New-York, 1893, vol. 1, p. 164.

M. le Professeur Guignard, car cet excellent maître n'a cessé de faciliter nos travaux par ses conseils et son appui. C'est donc pour nous un agréable devoir de lui dédier ce travail, comme un bien faible témoignage de notre respectueuse gratitude.

Nous adressons un souvenir ému à la mémoire de M. Géneau de Lamarlière, professeur à l'École de Reims, qui fut, en même temps que notre collaborateur de la première heure, un ami sincère et dévoué.

Quant à notre collaborateur et ami M. Armand Viré, nous le prions de vouloir bien accepter la part de reconnaissance bien large qui lui revient pour nous avoir initié à la spéléologie.

Grâce à ses connaissances spéciales, M. Patouillard nous a permis de mener à bonne fin la partie de ce travail relative aux Champignons. MM. Boistel et Dismier ont eu l'obligeance de déterminer nos espèces critiques de Mousses et de Lichens. MM. Dorveaux, bibliothécaire et Gillot, sous-bibliothécaire, à l'École de pharmacie, nous ont obligeamment fourni de nombreux renseignements bibliographiques.

Nous avons toujours été encouragé par MM. Radais et Perrot, professeurs et par M. Lutz, agrégé à l'École supérieure de pharmacie. Nous les en remercions bien vivement, ainsi que MM. N. Peltrisot, E. Vogt, J. Gonnet, Gérard, Ferasse, M. Lecoultre et J. Demilly, qui, tous, nous ont aidé à des titres divers dans l'accomplissement de notre travail.

HISTORIQUE

Il faut arriver à la fin du XVIII^{e} siècle à Scopoli (1) pour trouver la première étude sérieuse d'un végétal souterrain. Depuis cette époque, les recherches se sont multipliées ; les plateaux calcaires de notre sol ont été explorés ; d'immenses cavernes, des abîmes profonds ont été découverts et fouillés minutieusement et nous ont révélé un monde nouveau.

---

(1) Scopoli (Joannes, Antonius), *Flora carniolica Viennæ*, 1760, Editio secunda, 1772.

La création d'une science nouvelle, la Spéléologie, embrassant la plupart des branches de l'Histoire naturelle, a permis depuis déjà quelques années d'élucider nombre de problèmes biologiques.

En France, les spéléologues sont devenus assez nombreux ; mais parmi ceux qui se sont occupés d'histoire naturelle, les botanistes sont encore fort peu nombreux. Tandis que depuis fort longtemps la faune des cavernes était étudiée tant en France qu'à l'étranger (1), la flore souterraine était par contre à peu près délaissée.

Les premières recherches de botanique cavernicole ont pris naissance en Autriche, terre classique des cavernes ; Scopoli (2), en 1772, décrivit et figura les Champignons souterrains de la Carniole et fut frappé par leurs déformations : « La végétation souterraine, dit-il, prend la forme de Litophites et des coraux du fond de la mer, mais ces formes inconstantes se transforment presque à l'infini. »

Les observations de cet auteur furent reprises et confirmées par Schmidt (1773), Schaeffer (1777), Schmidel (1782 (3), Penzic, Michelini (4) et Schaeffer (5).

A la suite de ces travaux le D^r Welwitsch contribua à l'étude de la flore cryptogamique d'Autriche, en étudiant avec soin la botanique des cavernes, ainsi que l'atteste sa collection conservée à l'herbier du Muséum de Vienne.

Dès lors, la curiosité des Mycologues fut mise en éveil par les cryptogames nombreuses, déformées, d'aspect et de structure bizarres, qui peuplent les parois souterraines des galeries de mines. C'est de cette époque que datent les célèbres travaux de Bulliard (1791) (1), Humboldt (1793) (2) et de Bolton (1795) (3) qui fourmillent déjà d'observations intéressantes.

---

(1) Valvasor (J. W. F.), *Die Ehre des Herzogthums Crain* (Lehrbuch von den Natur-Raritäten dieses Landes, p. 594-598, 1689). — Laurenti (J. N.), *Synopsis reptilium emendata*. Viennæ, 1768. — Leonardo (Albertini), *Descrittione di tutta Italica*. Bologna, per Anselmo-Giaccarelli, p. 420. — Armand Viré, *La Faune souterraine de France*. Paris, 1900.

(2) Scopoli (Joannes), *Flora carniolica*. Viennæ, 1760. — *Dissertationes ad scientiam naturalem pertinentes* (Amplectuntur plantæ subterraneæ. Pragæ, 1772). — *Annus quintus historico naturalis*. Leipzig, 1772. — *Plantæ subterraneæ, descriptæ et delineatæ* (avec planches), 1772.

(3) Schmidel, *Icones plantarum*, 1872, fol. 2, p. 43.

(4) Michelini (P. A.), *Nova plantarum genera*. Florentiæ, 1729, 234 p., 108 pl. von p. 211.

(5) Schaeffer, *Fungorum Bavaria et Palatinat*, 1777.

A peu près à la même époque, Hoffmann (4) publiait ses premières notes, prélude de son magistral ouvrage : Vegetabilia in hercyniae, etc., où il donne, outre quelques considérations générales, les diagnoses ornées de planches des nombreuses espèces déformées, récoltées par lui de 1796 à 1802 dans les mines abandonnées situées à Clausthal, Zellerfeldt et entre Zellerfeldt et Andreasberg dans la Forêt Noire.

Après les observations précédentes, il faut attendre une trentaine d'années pour trouver un travail d'ensemble sur la question. Chevallier (5) reprend en France les travaux d'origine allmande et autrichienne, et sa monographie, ornée de nombreuses planches, qui parut en 1837, marque une étape dans l'histoire de notre sujet.

Bien avant Humboldt et Hoffmann, le Dr Pokorny avait décrit de nombreuses variétés de plantes complètement développées dans les mines autrichiennes. Son principal ouvrage datant de 1853 (6) donne la nomenclature des espèces récoltées à Adelsberg par le Dr F. Weinrtzel et par lui-même dans les grottes de Luegger.

Deux ans plus tard, en 1855, de Candolle (7), dans un travail sur l'habitat des plantes, considère les cavernes comme un lieu où différents facteurs biologiques interviennent pour produire chez ces plantes les nombreuses déformations constatées par ses devanciers.

---

(1) Bulliard, *Herbier de la France (champignons, plantes médicales et vénéneuses*, etc.). Paris, 1780-1798, avec 602 pl. col., 13 tabl.

(2) Humboldt (A. de), *Floræ Fribergensis specimen plantas cryptogamicas præsertim subterraneas exhibens*, editio I, Berlin, 1793, 4 etaen.

(3) Bolton, *Geschiste der Merckpilze*, 1795.

(4 Hoffmann (F.), *Vegetabilia in hercyniæ subterraneis collecta*, 1811 (18 belles planches coloriées). — *Descriptiones et icones plantarum* (Class phys., p. 22-37). In commentationes Societatis regiæ scientiarum. Gottinginus ad. 1793 et 94, vol. XII, Gottingœ, 1796. — *Id.*, Göttingische Anzeigen, 1794, 39.

(5) Chevallier (F.), *Flore des environs de Paris*, 1826-1827, I, p. 80. — *Id.*, *Fungorum et Byssorum illustrationes Lepsiæ*. Paris, 1837, édit. Baillière, 2 fasc., 83 pl. coloriées.

(6) Pokorny (A.), *Ueber die unterirdische Flora der Karst-Höhlen. Verhandlung des Zoologisch.-Botanischen-Vereines*. (Wien, t. III, 1853, p. 14).

(7) Candolle (A. de), *Géographie botanique raisonnée ou l'exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle.* 2 vol. Paris, 1855.

A la suite des travaux de Soubeyran (1856) (1), Montagne (2) (1855 à 1858), de Candolle (1855) (3) sur les végétaux déformés, récoltés dans les souterrains de Bagnères-de-Luchon et de Courmayeur, la Société d'Hydrologie médicale de Paris ayant mis au concours la question suivante : « Quelle est l'origine et la nature des Champignons qui se développent dans les galeries que parcourent les eaux thermales et principalement les eaux sulfureuses ? » Cazin répondit par un important mémoire (1859) (4) qui fut bientôt suivi d'une note de Charneaux, publiée (1863) (5), sur quelques Champignons souterrains de Bourbon-l'Archambault.

Depuis que les écrits de ces auteurs ont été répandus, les botanistes et les baigneurs ont parcouru les galeries thermales et fait une chasse aux curieuses productions fongiques qu'elles renfermaient. Ces herborisations indiscrètes ont amené la disparition presque totale, signalée par Roumeguère (6) et Fourcade (7), des types que les premiers botanistes explorateurs avaient décrits.

Jusqu'à cette époque, aucun auteur n'avait essayé de comparer les formes cavernicoles aux espèces de la surface du sol. Étudiant les rapports et les comparaisons existant entre la Flore et la Faune des cavernes, Fries (8) ne put se résoudre à déterminer les Champignons cavernicoles; il dit « avoir examiné plusieurs centaines de Champignons venus dans les souterrains et n'avoir pas osé les décrire, regardant comme impossible de rapporter avec certitude ces productions à leurs types primitifs » (1).

---

(1) Soubeyran, *Note sur un Champignon monstrueux des souterrains de l'établissement thermal de Bagnères-de-Luchon* (Bull. Soc. bot. de France. Paris, 1856, t. II. p. 758).

(2) Montagne (G.), *Plantes cellulaires nouvelles* (Ann. Sc. nat., t. IX, 1858, p. 156 à 161. Paris).

(3 Candolle (De), *Synopsis floræ galliæ*, 1855.

(4) Cazin, *Notice sur les Champignons qui croissent dans les galeries souterraines de l'établissement thermal de Bagnères-de-Luchon*. Paris, 1859 (Ann. de la Soc. d'Hydrologie médicale de Paris, 1859, t. V). — *Notice sur les Champignons qui croissent dans les galeries de Bagnères-de-Luchon*. Rev. mycol., 1859, p. 25.

(5) Charneaux, *Voy.* Roumeguère, *Histoire des Champignons d'Europe*, 1870, p. 36.

(6) Roumeguère, *Nouvel examen des Champignons des galeries thermales de Luchon* (Rev. mycol., 1882, p. 163).

(7) Fourcade, *Les Champignons des galeries souterraines des thermes de Bagnères-de-Luchon* (Rev. mycol., 1879, p. 63).

(8) Fries (E.), *Distribution géographique des Champignons* (Ann. des Sc. nat., 1861, XV, p. 10).

Cependant, diverses tentatives de détermination se rencontrent dans les notes publiées par le Dr Gillot (2) sur la flore mycologique des galeries souterraines d'Autun (3), du Creusot, d'Allevard (1882), Roumeguère sur les Champignons des carrières souterraines du Quercy (4), de Patton sur ceux d'Eaux-Bonnes et d'Hovey (5) sur les Champignons des grottes américaines.

Plus tard, Packard (6) étudie la flore souterraine des cavernes du Nord de l'Amérique et son exemple est bientôt suivi par Hovey et Ellsworth Call qui examinent à leur tour celle de la Mammouth Cave et des grottes du Kentucky (7).

Jusqu'alors, les auteurs délaissant les végétaux supérieurs, ne s'étaient occupés que des Champignons récoltés sous terre, lorsqu'en 1896, Mazauric et Cabanes publièrent la liste des Phanérogames récoltés par eux dans le Spélunque de Dions (8).

L'année suivante le Dr Raymond (9) donnait quelques notes sur la microbiologie des eaux souterraines.

Quant aux Muscinées des cavernes, leur étude avait toujours été délaissée; seuls, les abbés N. Boulay (1) et Ravaud (2) citent dans leurs ouvrages quelques Mousses récoltées à l'ouverture des grottes sans s'arrêter aux déformations anatomiques.

---

(1) Fries (E.), *Die Falkensleiner Hohle: ihre Fauna und Flora; ein Beitrag zur Erforschung der Höhlen im Schwäbischen Jura, mit besonderer Berücksichtigung ihrer lebenden Fauna* (Wurtemberg. Jahreshefte, 1874).

(2) Gillot (Dr X.), *Note sur la Flore mycologique souterraine des environs d'Autun* (Rev. mycol. de France, 1882, p. 179).

(3) Id., *Nouvelles observations sur quelques Champignons récoltés dans les galeries souterraines du Creusot et d'Allevard* (Rev. mycol. de France, 1882, p. 237).

(4) Roumeguère (C.), *Champignons monstrueux des carrières de phosphate de chaux du Quercy* (Rev. mycol. de France, 1866, p. 200, pl.).

(5) Hovey (H. C.), *The scientific American*, 1879. — *Celebrated american caverns especially Mammouth Wyandot and Luray*. Cincinnati, R. Clarke and Co, 1882.

(6) Packard (A. S.), *The cave fauna of North America with remarks on the anatomy of the brain and origin of the blind species* (The vegetable life of the caves, 1886, p. 25).

(7) Hovey (H. C.) et Ellsworth Call (R.), *The Mammouth Cave of Kentucky* (Guide de la grotte; Faune et Flore, 1897).

(8) Mazauric et Cabanès, *Le spélunque de Dions* (*Gard*), *Géologie, Faune et Flore* (Mém. de la Soc. de Spél., 1896, t. 1, no 2).

(9) Dr Raymond, *Microbiologie des eaux souterraines* (Mém. de la Soc. de Spél., no 10, sept. 1897).

Dès lors, nous rencontrons çà et là quelques notes ayant trait à l'étude des plantes, vivant en milieu souterrain. Citons les travaux de Niel (3), Patouillard (4), de Seynes (5), Van Bambeke (6).

C'est depuis 1899, époque à laquelle nous avons publié notre première note sur ce sujet, que nous avons poursuivi l'étude de cette flore souterraine et de ses déformations.

Nous sommes heureux d'adresser ici à nos dévoués correspondants, MM. D^r^ Géneau de Lamarlière, Armand Viré, Boistel, D^r^ X. Gillot d'Autun, D^r^ Pernet, D^r^ Raymond, Dismier, Abbé Hermet, D^rs^ Carlos Alzona et Trebbi de Bologne, nos meilleurs remercîments pour les nombreuses récoltes qu'ils nous ont fait parvenir de France, d'Italie et d'Autriche.

Notre travail débutera par quelques considérations générales sur la flore souterraine et un aperçu sur les principaux groupes qui la composent. Nous étudierons ensuite les différentes formes de ces espèces, leurs caractères propres et leurs différences avec les formes normales.

Enfin, après avoir examiné l'origine complexe de la flore souterraine, nous exposerons les conclusions générales de cette étude.

Plus tard seulement, il y aura lieu d'essayer, par les méthodes expérimentales seulement ébauchées ici, de rechercher la cause de toutes ces déformations.

Si nous n'avons pu apporter tous les résultats que nous rèvions, du moins pensons-nous avoir fait œuvre utile en attirant l'attention sur toutes ces variations de l'espèce. Quelques-unes sont peut-être héréditaires, d'autres dues à l'influence du milieu, problèmes sur lesquels nous ne connaissons encore que peu de choses par rapport à l'abondante moisson que nous réserve l'avenir.

---

(1) Boulay (L'abbé N.), *Muscinées de la France*, 1^re^ partie, *Mousse*, 1884.

(2) Ravaud (L'abbé), *Guide du Bryologue et du Lichénologue à Grenoble et dans les environs*. Grenoble, 1880.

(3) Niel, *Note sur le Clytocybe cryptarum* Leteil (Revue mycologique, 1893, p. 73).

(4) Patouillard, *Observations sur quelques Hyménomycètes* (Revue mycologique, 1882, p. 208).

(5) Seyne (De), *Conidies de l'Hydnum Coralloides* (Bull. de la Soc. mycol. de France, 1891, p. 77). — *Observations sur quelques monstruosités chez les Champignons supérieurs* (Bull. Soc. bot. de France, 1867).

(6) Van Bambeke, *Sur un exemplaire monstrueux de Polyporus sulfureus* (Bull. Soc. mycol. de France, 1902, t. XVIII, 1^er^ fasc., p. 54).

LISTE DES CAVITÉS EXPLORÉES

Nous donnons ci-après la liste des cavités que nous avons plus particulièrement explorées.

Dans le Doubs, nous avons exploré les grottes suivantes :

Grotte de Saint-Léonard, près Besançon, au-dessus du Tunnel, sur le chemin allant à la Chapelle-des-Buis.

Grotte de Beurre, près Besançon, touchant au village, long boyau, tortueux, sec.

Grotte de Maillot, près Beurre, à côté du site dit « Le Bout du Monde ».

Grotte d'Osselle, 1500 mètres de longueur, stalactites, humide ; elle est située près de Byans, à 15 kilomètres de Besançon.

Gouffre de la Braine, près Ornans ; dans la combe de Punay.

Grotte de Plaisir-Fontaine, au fond de la vallée de ce nom ; cavité divisée en deux parties dont l'une, que nous avons suivie, sur plus d'un demi-kilomètre, est traversée par un ruisseau souterrain avec cascade.

Dans les environs de Mouthiers (Doubs), la grotte de Baume-Archée, celle des Faux-Monnayeurs et une grotte sans nom sur la rive gauche de la Loue.

Glacière naturelle de la Grâce-de-Dieu, à 12 kilomètres de Baume-les-Dames, près Chaux-les-Passavant. On accède à cette grotte par un grand aven, dont les parois en pente douce mènent à une entrée de 35 mètres de haut et de 100 mètres de large. Atmosphère du gouffre et de la grotte, humide et glaciale.

Montmahoux, rivière souterraine explorée sur 250 mètres.

Nans-sous-Sainte-Anne : le gouffre de Creux-Billard, 120 mètres de profondeur, la grotte Sarrazine ou manteau de Saint-Christophe, Bief Verneau.

Grotte des Vaux, au sommet d'une montagne, galeries de plus de 100 mètres, plusieurs étages superposés, communiquant par de petits avens.

Grottes de Grattes, dans le rocher du même nom. Fond-Lison, grotte d'où le Lison prend son origine superficielle.

Dans le département du Jura :

Près Salins : La grotte d'Ivraye, dite Baume-de-Jean-Cornu, à 15 kilomètres de Salins, la grotte de l'Arc, possédant un lac à l'intérieur ; grotte dite la Combe-Noire, dans le massif du Poupet.

Arbois-les-Planches : La grande source, rivière explorée sur 1 kilomètre.

Bief des Maisons, petites grottes ouvertes dans le tuf.

Lons-le-Saulnier : Grotte de Baume-les-Messieurs, 1200 mètres de développement, rivière souterraine, galeries sèches. Grotte des ossements, Grottes des Tufs.

Département de l'Yonne :

L'ensemble des Grottes du Midi, situées à 1 kilomètre du petit village d'Arcy-sur-Cure. Grande Grotte, grotte du Cheval, grotte de l'Ours, du Trilobite, de l'Hyène, gouffre et grotte des Fées et le Gouffre ou Perte.

Un grand nombre de petites cavités, ouvertes à flanc de coteau dans la côte de Chaux, près Saint-Morée. Grottes de Nermont, de la Vipère, du Couloir, de la Cuillère, de la Roche percée, du Mammouth, des Hommes, de l'Entonnoir, des Blaireaux, de la Marmotte. Les trous du Tisserand et du Crapaud, les grottes des Nomades et des Moulineaux, enfin, une perte de rivière à la grotte de l'Égouttoir ou des Sapins.

Grotte du Vaux-de-Bouche, près Girolles, à 2 lieues d'Avallon.

Saône-et-Loire :

Mines de schistes des Thélots, à 6 kilomètres d'Autun, plusieurs kilomètres de galeries, auxquelles on accède par des plans inclinés allant de 0 à 65 mètres de profondeur, ce qui permet de récolter séparément les espèces développées à différents niveaux. Température de 15 à 16° centigrades, atmosphère saturée de vapeur d'eau dans des galeries profondes abandonnées.

Mines de schistes de Ravelon, près Dracy-Saint-Loup, à 10 kilomètres d'Autun; profondeur, 100 mètres.

Ain :

Grotte célèbre et spacieuse de La Balme, située près d'Ambérieu, présentant plus d'un kilomètre de galerie.

Savoie : Grotte des Échelles.

Tarn :

Quatre cavités : Le Calel, Polyphème, la Fendeille, la Carrière, paraissant constituer les différentes parties d'une seule et même rivière souterraine, coupée par des siphons et des éboulis, située dans la Montagne-Noire, près Sorrèze.

Grotte de Cambounès ou Gangno de Lacombe, creusée dans le schiste, et parcourue par un ruisseau souterrain.

Les grottes de Caucalières, comprenant une série de 8 cavités, d'intérêt inégal, échelonnées le long du Thoré, affluent de l'Agout, soit en amont de Caucalières, soit entre ce village et celui de Labruguière, près Castres.

Grotte d'Ensire, ruisseau souterrain provenant de la perte du ruisseau du même nom, près l'église Saint-Hilaire.

Grottes de l'Ermite, de la Bourdasse, d'Engasc, de la Tignarié.

La Font-Brandesque, cavité creusée par un affluent du Thoré, en amont de Labruguière.

Grotte Saint-Dominique, ouverte dans les granits du Sidobre et d'où sort le ruisseau de Lézert.

Lozère : Causses Méjean et de Sauveterre.

Aven Armand, vaste abîme de 219 mètres de profondeur, situé près Meruyes.

Avens : de La Barelle, des Trois Femmes Mortes, des Trois Bouches, de Blanquefort, les deux avens de Talians, gouffre de Bagneous, 105 mètres, aven del Payrol près de Maynard, de Soulanges, de Cambos Planos, de Corgnes, 123 mètres. Les gouffres de Gousinhès, du Rozier.

Aven sans nom de 100 mètres de profondeur, ouvert dans la falaise des gorges du Tarn, au-dessus des Vignes et du Villaret.

Grottes des Fadarelles, des Baumes chaudes, près les Vignes et d'Inos près du Massegros.

Grotte de Dargilan, près le Rozier, présentant 1800 mètres de développement en galeries.

Lot : Causses du Quercy.

A Padirac, gouffre de 100 mètres de profondeur aboutissant à une rivière souterraine, cavité aménagée aujourd'hui par M. Viré pour la visite des touristes.

Cavernes des Brasconies ou du Cursoul, près Blars, de Presques.

Gouffre de Réveillon, où ne s'engloutit plus qu'un maigre ruisseau.

Roque de Cor, près Rocamadour, gouffres du saut de la Pucelle, et de Picarel près Gramat.

Gard : Rivière souterraine de Brambiau, découverte par M. Martel, explorée par Mazauric et présentant 5 kilomètres de développement.

Hérault :

Cavités du massif de la Gardiole, du Mas Argelliès, près Frontignan, de la Madeleine, cavité importante contenant un lac imposant, mais renfermant toujours de l'acide carbonique.

Ile Jersey :

Grottes de Pleymont, Trou du Diable, grottes de Corbière.

Pas-de-Calais : Falaises du cap Gris-Nez.

Orne : Grotte de Saulge.

Les catacombes de Paris, réseau de plus de 300 kilomètres de galeries souterraines, et les carrières souterraines de Vaugirard, Saint-Maur, de Montreuil, Montrouge, d'Issy, du Parc Saint-Maur, du Mont-Valérien, etc.

Allemagne : Cavernes de Frankenthal, ouverte dans le granit du mont Hohneck, à une altitude de 1366, dans les Vosges allemandes.

Italie : Visite des cavités de la Haute-Italie, dans les gypses. Avens dei Buoi, de Gaibola, à 5 kilomètres de Bologne, rivière souterraine l'Acqua Fredda, grotte delle Fate, à M. Adone, dans le val de Setta.

Vénétrie, dans les Mont Colli Berici, près Vicence : Grottes de Castagnero, Cogolo della Guerra, Cogolo della Mura, de Costozza, del Tresoro, de Trenes, Cogolo delle Tette, près

Mochano. Cavadi Pietre delle Cavalo, près villa Balsana. Plusieurs carrières aujourd'hui abandonnées, situées dans les montagnes environnant le lac de Fimon. Grotte d'Oliers presso-Valftagna, près Bassano.

Belgique : Grotte de Hans, près de Dinant.

Nombreuses mines de charbonnage, près de Liége, Namur et Gand.

DEUXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES SUR LA FLORE SOUTERRAINE

D'une façon générale la flore des cavernes et des gouffres est constituée par un certain nombre d'espèces qui se développent dans les stations des alentours, ombragées, fraîches ou humides, lesquelles, sous certains rapports, se rapprochent par leurs conditions de celles des cavernes. Ainsi les espèces trouvées souterrainement dans les régions les plus chaudes, à la grotte de la Madeleine, par exemple, dans le massif de la Gardiole (Hérault), présentent, bien qu'elles appartiennent à la flore méditerranéenne, des tendances boréales plus nettes que dans la majorité des espèces environnantes ; tels sont, parmi les Mousses, *Eurhynchium circinnatum* Br. eur., *Eurhynchium striatulum* Br. eur., *Leptodon Smithii* M., que l'on observe en remontant en France plus ou moins loin vers le nord, le long des côtes de l'Océan et de la Manche. Tel est encore le *Gymnostomum rupestre* Schw. du gouffre de Padirac, qui s'élève assez haut dans les montagnes.

L'étude de la flore des cavités est difficile. On conçoit, en effet, que la floraison des espèces se développant aux différentes expositions soit plus ou moins retardée, selon l'endroit où elles croissent.

Ce qui est curieux à constater, c'est l'extension énorme que l'humidité communique dans les abîmes largement ouverts, aux plantes amies de l'ombre qui s'accoutument facilement aux variations hygrométriques. On trouve là, sinon des espèces nouvelles, du moins des formes présentant des modifications dignes d'intérêt.

En ce qui concerne la nature du substratum, on rencontre fréquemment des espèces saxicoles, plus rarement arboricoles (comme *Orthotrichum affine* Schrad. à la Feindeille, Tarn). Parmi les espèces des rochers, celles qui dominent sont les calcicoles, les étages formés de roches calcaires ayant donné plus généralement naissance aux excavations que les roches purement siliceuses. Mais survienne un accident siliceux, on constate immédiatement des espèces silicicoles.

Le calcaire s'absorbe de même façon par les Phanérogames, qu'il soit à l'état de sulfate ou à l'état de carbonate. Il n'en est pas de même pour les Cryptogames et nous verrons, par la suite, que tandis que le sulfate de calcium semble peu convenir aux Lichens en raison de sa grande solubilité, les Muscinées au contraire prennent, dans les cavernes creusées dans les gypses, un développement beaucoup plus considérable que dans les cavités calcaires.

Les cours d'eau souterrains et les suintements favorisent le développement de quelques espèces très hygrophiles, comme *Hedera Helix* L., *Parietaria officinalis* L., *Cardamine hirsuta* L., *Eucladium verticillatum* Br. eur., *Rhynchostegium rusciforme* Br. eur., *Marchantia polymorpha* L.

Mais le facteur le plus important à considérer est la lumière. Sous ce rapport, la flore générale des cavernes peut se diviser en quatre zones :

1° Zone des ouvertures et de la surface; 2° Zone des parois; 3° Zone du fond des gouffres (obscurité partielle); 4° Zone des galeries (obscurité absolue). Cette quatrième zone n'est plus habitée que par des Champignons et des Algues. La troisième zone, celle où l'obscurité est partielle, montre un certain nombre d'espèces généralement modifiées au moins dans leur port et leur couleur.

La première et la deuxième zone, mieux éclairées, sont abondamment pourvues de végétaux, notamment de Mousses, que l'on trouve souvent bien fructifiées, particulièrement les espèces qui dans les conditions ordinaires présentent le plus fréquemment des sporogones.

Il est à remarquer que les zones déterminées par l'éclairement ne sont que très indirectement en rapport avec la profondeur et que mille circonstances physiques, parfois très accidentelles, peuvent en faire varier les limites dans une grande étendue ; tout dépend de la conformation, de l'orientation, de la largeur des ouvertures et des galeries. Ainsi, à Padirac, les Mousses sont très abondantes et forment un véritable tapis au milieu même du fond de l'aven, à 70 mètres de profondeur, aux endroits où se projette le cône lumineux qui passe par l'ouverture du puits. Mais, en dehors de ce point, elles sont beaucoup plus rares.

Les exigences des espèces cavernicoles par rapport à la lumière sont très diverses, comme d'ailleurs cela a lieu aussi à la surface du sol. Tandis que certaines espèces peuvent végéter tant bien que mal, dans une demi-obscurité, d'autres s'arrêtent brusquement là où cesse la vive lumière. Ainsi fait, le *Fontinalis antipyretica* L. aux grottes de Caucalières (Tarn). Dans plusieurs cas, les Hépatiques se sont montrées moins difficiles que les Mousses et ont paru mieux supporter l'obscurité (Grottes de Caucalières, du Calel, etc.).

On sait que d'une manière générale, les radiations lumineuses sont indispensables au verdissement des plantes, mais il y a un certain nombre d'exceptions à cette règle.

De Humboldt (1) observa dans les galeries souterraines des mines de Freyberg des touffes de *Poa annua* L., *Poa compressa* L., *Plantago lanceolata* L., *Trifolium arvense* L., *Cheiranthus Cheiri* L. et *Rhizomorpha verticillata*, et vit que les touffes nouvelles montraient une coloration verdâtre. Or, l'air de ces galeries renfermait une quantité considérable d'hydrogène et Senebier (2) considérait ce gaz comme nécessaire au verdissement des plantes à l'obscurité, fait démenti ensuite par de Candolle (3).

Kraus (4), par l'emploi de l'alcool méthylique, provoqua le verdissement à l'obscurité, mais les jeunes plantes, en germant avec des vapeurs d'alcool, ont fini par périr.

---

(1) De Humboldt, *Lettre de M. de Humboldt à M. de la Metherie, sur la couleur verte des végétaux qui ne sont pas exposés à la lumière* (in Rosier, Journ., févr. 1792, et Journ. de Phys., 1792, t. XL, p. 154, janv.).

(2) Senebier, *Forêts et Bois, Arbres et Arbustes* (Encyclopédie méthodique et physiologie végétale, par Louis-Marie Blanquart de Septfontaines, 1791, t. IV, p. 275).

(3) De Candolle, *Physiol. végét.*, t. II, p. 892.

(4) Kraus, *Landw.-Vers.-Stat.*, 1877, t. XX, p. 415.

Enfin récemment Bouilhac (1) a constaté que le *Nostoc punctiforme* se développe, lui aussi, à l'obscurité totale, s'il trouve à sa disposition un hydrate de carbone, le glucose par exemple; il prend alors une teinte vert pâle. De son côté, M. Radais (2) a pu cultiver à l'obscurité le *Chlorella vulgaris* tout en lui faisant produire de la chlorophylle, et Charpentier (3) a étudié également la physiologie d'une Algue verte à l'obscurité.

Pour notre part, nous avons rencontré des Fougères (*Polypodium vulgare* L., grotte de la Fendeille, Tarn), des Phanérogames (*Potentilla*, grotte de Lozère) et des *Nostoccacées* (gouffre de Padirac, Lot) à l'obscurité et cependant pourvus de chlorophylle, fait en rapport avec les théories nouvelles admettant la multiplicité des chlorophylles. En effet, à la suite de leurs travaux, MM. Armand Gautier et Étard sont arrivés à cette conclusion qu'il y a au moins trois groupes de matières vertes, l'un pour les Dicotylédones, l'autre pour les Monocotylédones et le troisième pour les Cryptogames.

M. Étard (4) est allé encore plus loin dans cette voie : c'est ainsi qu'il a obtenu d'une Fougère commune, l'*Aspidium Felix-fœmina* Sw., trois espèces d'aspidiophylles dont les formules respectives sont : $C^{208}H^{347}O^{32}Az$, $C^{240}H^{320}O^{31}Az^{5}$, $C^{21}H^{346}O^{48}Az^{20}$.

Il existe donc des plantes vertes adaptées aujourd'hui à la vie sans lumière et nous trouverions pour les cavernes le même phénomène que pour l'Océan où l'on rencontra, lors des expéditions du « Plankton » et de la « Pola » en 1890, une Algue verte : *Halosphæra viridis* entre 1 000 et 2 000 mètres de profondeur; or, on sait qu'après 150 mètres les rayons lumineux sont complètement absorbés.

M. Amann (5) s'est même demandé s'il n'existerait pas dans certaines cavernes une variété de lumière non perceptible à nos sens, en un mot des espèces de rayons X, aptes à impressionner les végétaux. La pluralité des chlorophylles aurait donc ainsi sa signification physiologique.

---

(1) Bouilhac, *Sur la végétation d'une plante verte, le Nostoc punctiforme à l'obscurité absolue* (C. R. Acad. des Sc., 1898, p. 1583).

(2) Radais (M.), *Sur la culture pure d'une Algue verte; formation de chlorophylle à l'obscurité* (C. R. Acad. des Sc., CXXX, 1900, p. 795).

(3) Charpentier, *Recherches sur la physiologie d'une Algue verte* (Thèse doct. ès sciences, 1903).

(4) Étard, *Les chlorophylles* (Ann. de Chim. et de Phys., 7e série, t. XIII, 1898, p. 1). — *Chlorophylles et chlorophylles des Fougères* (Ann. de l'Inst. Pasteur, t. XIII, 1899, p. 456).

(5) Amann (O.). *Europaische Höhlenfauna* (Iena, H. Costenoble, 1896, 5 pl., 150 fig. lithographiées).

Si l'on examine la flore des cavernes et avens de nos grands causses, on constate un développement exagéré des Cryptogames aux dépens des Phanérogames, celles-ci ne trouvent guère les conditions nécessaires pour se développer, étant données la pauvreté du substratum et les mauvaises conditions (courants d'air violents, pluies torrentielles, etc.).

La végétation présente des types nombreux, et subit, en partant de la surface du sol, une décroissance constante depuis les Phanérogames jusqu'aux Cryptogames inférieures, les espèces rencontrées le plus profondément étant : *Fissidens adianthoides* Hedw., les *Nostocacées* et *Protococcacées*.

La plupart des grandes classes sont représentées. Nous donnons ci-après les observations générales sur chacun de ces groupes :

Phanérogames. — Nombreuses à l'orifice des gouffres; quelques-unes, cependant, rares en nombre et en espèces, arrivent à gagner le fond.

Cryptogames vasculaires. — Nombreuses espèces, souvent déformées.

Lichens. — Rares espèces, pénétrant peu profondément, bien que quelques gouffres nous aient révélé des espèces n'existant pas à la surface des causses environnants.

Mousses. — La flore des Muscinées, sans contredit, la mieux représentée, est constituée par les espèces se développant normalement à l'ombre; on trouve fréquemment des espèces calcicoles, plus rarement arboricoles.

Hépatiques. — Peu nombreuses, en tant qu'espèces, leur présence est en rapport direct avec l'état hygrométrique du milieu cavernicole, elles sont le plus souvent dénuées, comme les Mousses, d'organes reproducteurs sexués et ne possèdent que des organes de multiplication.

Algues. — Rencontrées pourvues de chlorophylle, même à l'obscurité totale, les espèces appartiennent aux *Nostocacées, Oscillariées, Diatomacées, Bactériacées.*

Champignons. — Nombreux sur les vieux bois, de charriage, ou d'étayage, rares sur le sol ou les parois par suite du manque de matériaux nutritifs. Le groupe des Polyporées domine.

Des modifications morphologiques et anatomiques sont en rapport avec les variations du milieu. L'obscurité partielle ou continuelle, la température basse et variable, sont, ainsi que la pauvreté du substratum en matière nutritive, les principaux facteurs biologiques auxquels on peut attribuer les polymorphismes, notamment l'altération dans les facultés reproductrices. Les grottes sont donc de vastes laboratoires où les êtres organisés, plantes ou animaux, subissent l'influence des facteurs physiques, imprimant sur chacun d'eux leurs marques indélébiles.

Pour les descriptions des espèces souterraines, nous suivrons l'ordre naturel de la classification botanique : Phanérogames et Cryptogames vasculaires, Muscinées, Algues, Lichens et Champignons.

Les Muscinées et les Champignons donnant lieu à une étude plus étendue, les chapitres qui leur ont été consacrés ont été divisés en paragraphes spéciaux. Pour les autres groupes, nous nous contenterons d'exposer les résultats généraux de nos recherches. Nous étudierons dans le même chapitre, sous la dénomination de *Plantes vasculaires*, les Phanérogames et les Cryptogames vasculaires dont les déformations sont parallèles.

CHAPITRE I

Plantes vasculaires.

Nous venons de voir que la flore Phanérogamique est bien moins développée dans les cavités que celle des Cryptogames ; elle est en effet bien moins indépendante de la lumière que les représentants de cette dernière.

Dans le cours de ce chapitre, nous avons réuni toutes les observations concernant les plantes vasculaires, tant Phanérogames que Cryptogames supérieures. On trouve là, sinon des espèces ou des variétés nouvelles, tout au moins des modifications morphologiques et histologiques importantes.

Cette végétation ne se rencontre donc, pour la raison précédemment énoncée, que dans les avens pourvus d'une large ouverture, et laissant passer de ce fait une quantité notable de rayons lumineux. Elle est composée de peu d'espèces, les unes adaptées aux conditions spéciales du milieu et semblant se reproduire normalement, d'autres provenant de graines apportées accidentellement et donnant naissance à des types souvent stériles. La flore de ces avens éprouve donc d'une année à l'autre de nombreuses variations. Ainsi, à Padirac, nous avons rencontré durant l'été de 1900 les espèces suivantes :

1° Du bord de l'abîme à la première corniche, à 30 mètres de profondeur.

Chelidonium majus L.
Corylus Avellana L.
Geranium Robertianum L.
Erodium cicutarium L'Herit.
Ilex aquifolium L.
Prunus spinosa Tourn.
Rosa canina L.
Cratægus Oxyacantha L.
Hypericum perforatum L.
— *pulchrum* L.
Seseli tortuosum L.
— *coloratum* Ehrh.
— *montanum* L.
Anthriscus vulgaris Pers.
Hedera Helix L.
Lonicera Peryclimenum L.
— *Xylosteum* L.

Hieracium murorum L.
Lappa major D. C.
Vincetoxicum officinale Moench.
Solanum Dulcamara L.
Sedum acre L.
— *Telephium* L.
Euphorbia Cyparissias L.
Ficus Carica L.
Parietaria officinalis L.
Quercus pedunculata Erhr.
— *coccifera* L.
Juniperus communis L.
Agrostis alba L.
— *Spica venti* L.
— *vulgaris* With.
Poa annua L.
Cynosurus cristatus L.

Les espèces et les individus deviennent de plus en plus rares à mesure que l'on approche du fond, où l'on ne rencontre plus que de rares échantillons :

Hedera Helix L.
Gerunium Robertianum L.
Sambucus Ebulus L.
Chrysosplenium oppositifolium L.
Cardamine pratensis L.
— *sylvatica* L. K.

Nasturtium officinale R. Br.
— *sylvestre* R. Br.
Asplenium Adiantum nigrum L.
— *Ruta muraria* L.
Scolopendrium officinale Sm.

En 1903 le même groupe présentait, outre la plupart des espèces énumérées plus haut, quelques nouvelles plantes :

Première plate-forme :

Arabis sagittata D. C.
Cardamine hirsuta L.
Bryonia dioica Jq.
Geranium lucidum L.
Rubus fruticosus L.

Hedera Helix L.
Sambucus Ebulus L.
Galium Aparine L.
Mercurialis perennis L.

Fond du gouffre :

Chelidonium majus L.
Cardamine hirsuta L.
Geranium Robertianum L.
Rubus fruticosus L.
Chrysosplenium oppositifolium L.
Lampsana communis L.
Parietaria officinalis L.
Mercurialis perennis L.
Sambucus Ebulus L.
Hedera Helix L.
Adianthum Capillus veneris L.

Si le diamètre du gouffre augmente, la lumière pénètre davantage et les plantes croissent en nombre et en espèces. Au spélunque de Dions, par exemple, qui a un diamètre de 150 mètres, une profondeur de 70 mètres et la forme générale d'un sablier en coupe longitudinale, la végétation y est des plus développée.

La florule relevée par MM. Mazauric et Cabanès (1) est en raccourci celle de la flore des terrains Néocomiens du nord de Nîmes.

La flore estivale s'observe presque exclusivement au fond du gouffre, là où le sol est ombragé et constamment humide :

Psoralea bituminosa L.
Tardylium maximum L.
Seseli tortuosum L.
Fœniculum vulgaris Gærtn.
Buplevrum rigidum L.
Eryngium campestre L.
Pimpinella Saxifraga L.
Inula squarrosa D. C.
Echinops Ritro L.
Scabiosa gramuntia L. var.
agrestis G. G.
Scabiosa gramuntia L. var.
mollis G. G.
Conyza ambigua D. C.
Artemisia campestris L.
Santolina Chamæcyparissus L.
Calaminta Nepeta Link et Hoff.
Euphorbia segetalis L.
Ficus Carica L.
Cichorium Intybus L.
Leontodon Villarsii Lois.
Picris stricta Jord.
Lactuca viminea Jord.
Campanula Rapunculus L.
Cuscuta Epithymum Murr.
Verbascum sinuatum L.
Origanum vulgare L.
— *varia prismaticum* Gand.
Thymus Serpillum L.
var. *Linnæanum* G. G.
Satureia montana L.
Cirsium ferox D. C.
— *arvense* Scop.
Microlonchus Clusii Spach.
Kentrophyllum lanatum D. C.
Carlina vulgaris L.
— *corymbosa* L.
Camphorosma Monspeliaca L.
Asparagus acutifolius L.
Uropetalum serotinum Gaw.
Cynodon Dactylon Pers.
Avena sterilis L.
Brachypodium sylvaticum Schult.

Les premières pluies qui tombent en septembre, parfois même en octobre seulement, donnent naissance aux espèces automnales suivantes qui se maintiennent jusqu'à l'hiver :

---

(1) Mazauric et G. Cabanès, *Le spélunque de Dions* (*Gard*) (Mém. de la Soc. de Spéléologie, t. I, n° 2, février 1896).

Ononis minutissima L.
Seseli tortuosum L.
— *elatum* L.
— *montanum* L.
Hedera Helix L.
Aster acris L.
Bellis sylvestris L.
Thrinia tuberosa D. C.
Lactuca chondrillæflora Bor.
Scilla autumnalis L.
Smilax aspera L.
— — var. *Mauritanica* G. G.

Toutes les Fougères qui croissent dans les environs s'observent dans les anfractuosités humides des rochers :

Ceterach officinarum Willd.
Polypodium vulgare L.
— var. *serratum* Willd.
Asplenium Trichomanes L.
— *Ruta-muraria* L.
Asplenium Adianthum nigrum L.
Scolopendrium officinale Smith.
Pteris aquilina L.
Adianthus Capillus veneris L.

Dans les avens à ouvertures étroites, les végétaux sont fort rares. A Corgnes nous n'avons récolté que deux échantillons stériles de *Potentilla*, dont l'un rapporté au *Potentilla verna* L. a été rencontré à l'obscurité totale et retrouvé ensuite dans l'aven des Trois Femmes Mortes (Lozère). A Bagneous (Lozère), à 104 mètres de profondeur, à l'obscurité totale, nous avons rencontré des plantules d'avoine atteignant 0^{m},50 de longueur et formées de longs cordons, absolument blancs, friables, gorgés d'eau et dépourvus de folioles.

Quelle que soit la région considérée, la flore des gouffres est uniforme, les mêmes genres ou espèces se rencontrant au fond de toutes les cavités, la flore de ces dernières ne pouvant en aucun cas donner une idée de la flore superficielle. Ainsi au Buco dei Buoi, ouvert dans les Gypses du Bolonais, nous retrouvons un grand nombre de types de nos avens français, fait qui montre également que les mêmes plantes se développent uniformément sur le gypse ou le carbonate de calcium.

Clematis Vitalba L.
Anemone Hepatica L.
— *nemorosa* L.
— *ranunculoides* L.
Helleborus viridis L.
Isopyrum thalictroides L.
Corydalis cava Schweig.
Viola odorata L.
— *canina* L.
Saponaria ocymoides L.
Stellaria holostea L.
Geranium Robertianum L.
Ononis Columnæ All.
Onobrychis viscosa.
Cracca varia G. G.
— *minor* Riv.
Prunus spinosa L.
Rubus fruticosus L.
Cratægus Oxyacantha L.
Sedum latifolium Bert.
— *hispanicum* L.
Hedera Helix L.
Cornus mas L.
Lonicera Xylosteum L.

Eupatorium cannabinum L.
Vinca minor L.
Ligustrum vulgare L.
Linaria Cymbalaria Mill.
Ballota nigra L.
Verbena officinalis L.
Primula grandiflora Lok.
Cyclamen Neapolitanum Ten.
Mercurialis perennis L.
Urtica dioica L.
Ostrya carpinifolia Scop.
Corylus Avellana L.

Vers le milieu du gouffre, à une profondeur de 25 mètres, nous rencontrons :

Erythronius Dens. canis L.
Gagea arvensis Sch.
Scilla bifolia L.
Asparagus tenuifolius Lam.
— *acutifolius* L.
Ruscus aculeatus L.
Tamus communis L.
Galanthus nivalis L.
Ceterach officinarum R. Gr.
Polypodium vulgare L.
Asplenium Trichomanes L.

Enfin au fond, situé à 45 mètres, nous ne rencontrons plus que les espèces suivantes :

Sambucus Ebulus L.
Hieracium murorum L.
Galeobdolon luteum Huds.
Stachys palustre L.
Cyclamen Neapolitanum Ten.
Corylus Avellana L.
Solidago Virga aurea L.
Urtica dioica L.
Parietaria officinalis L.
Adianthum nigrum L.
Ceterach officinarum R. Gr.

Le froid semble encore diminuer le nombre des plantes. Ainsi à la glacière naturelle de la Grâce de Dieu (Doubs), nous n'avons rencontré que les quelques rares échantillons dont les noms suivent, la plupart stériles :

Ranunculus acris L.
Geranium Robertianum L.
Epilobium montanum L.
Heracleum sphondylium L.
Lactuca muralis Fries.
Hieracium murorum L.
Campanula persicæfolia L.
Stachys palustris L.
Lamium Galeobdolon Crantz.
Urtica dioica L.
Parietaria officinale L.

Par les exemples donnés précédemment, nous venons de voir que les cavités verticales présentent une grande variété de types, la lumière pénétrant plus facilement que dans les grottes à flanc de coteau, et l'humidité étant aussi plus grande.

Dans ces dernières les plantes cessent brusquement de se développer dès l'entrée des galeries ; seuls quelques individus d'espèces plus résistantes se développent encore à l'obscurité presque totale. Ces espèces sont presque toujours les mêmes, ainsi qu'il ressort des exemples ci-dessous :

Baume Saint-Georges, près Besançon (Jura).

Geranium molle L.
Campanula persicæfolia L.
Parietaria officinalis L.
Adianthum Capillus veneris L.

Grottes de la côte de chaux, vallée de la Cure (Yonne).

Campanula persicæfolia L.
Urtica dioica L.
Parietaria officinalis L.

Cogolo delle fate a M. Adone (province de Bologne) (1).

A l'entrée de la grotte :

Spartium junceum L.
Coronilla Emerus L.
Rubus caesius L.
Fraxinus Ornus L.
Quercus Ilex L.
— *sessiliflora* Sm.

Dans la première salle se développent encore quelques herbes vivaces :

Silene Otites L.
Sedum Cepæa L.
Allium sphærocephalum L.

Cogolo de la Guerra (Vicentin).

Cerastium Otites L.
Parietaria officinalis L.
Geranium Robertianum L.
Scolopendrium officinale Sm.

Cogolo della Mura (Vicentin).

Geranium Robertianum L.
— *molle* L.
Campanula persicæfolia L.
Hedera Helix L.
Parietaria officinalis L.
Nephrodium spinulosum Stremp.
Asplenium trichomanes L.
— *viride* Hudo.
Adianthum Capillus veneris L.

Cogolo delle Tette (Vicentin).

Parietaria officinatis L.
Adianthum Capillus veneris L.

Des espèces vasculaires, hôtes des cavernes, les unes cessent de se développer dès que diminuent les rayons lumineux, d'autres plus rares pénètrent plus avant ; il en est enfin qui peuvent résister à l'obscurité totale, c'est le cas des échantillons de *Polypodium vulgare* L. rencontrés à plus de 100 mètres de l'entrée de la grotte de la Fendeille (Tarn).

Dans les cavernes horizontales, on peut suivre les déformations résultant de l'obscurité croissante. La plupart des espèces considérées subissant le phototropisme. Au Cogolo de la Mur et de la Guerra, près Vicence, les folioles du *Nephrodium spinulosum* Stremp se retournent et leur plan devient perpendiculaire au rachis principal pour former une sorte d'échelle de perroquet.

---

(1) Trebbi Giorgio, *La grotta delle Fate a M. Adone in val di Setta* (*Prov. Bologne*) (Revista italiana di Speleologia, n° 1, 1903).

La moitié du limbe de chaque foliole tourné du côté du jour s'agrandit, et ces organes deviennent de ce fait asymétriques.

Dans la plupart des grottes, les *Scolopendrium officinale* Sm. et *Adianthum Capillus veneris* L. pénètrent de concert assez profondément. A mesure qu'ils s'éloignent de l'ouverture, les frondes diminuent de longueur, tandis que les pétioles s'allongent démesurément : un échantillon récolté à la Mur (Vicentin) présentait une fronde de $0^m,05$ de longueur et un pétiole de $0^m,15$.

Le *Scolopendrium officinale* Sm. continue à végéter, mais reste stérile, bien après que l'*Adianthum* a disparu; et, dans les grottes et les avens humides les échantillons présentent des bifurcations, déformations dont nous devons indiquer ici le mode de production. (Gouffre de Padirac, gouffre des Bœufs près Bologne, Buco della Guerra Vicentin, aven de Sauve, Gard, etc.)

Cette espèce qui présente normalement l'apparence d'une lame très allongée, divise sa fronde à l'extrémité en deux ou trois bifurcations, parfois même davantage. Il existe donc là une variation polymorphique due à l'action de milieu. Nous avons trouvé des échantillons portant sur la même touffe des frondes normales et d'autres correspondant à la variété *Dedalea* de Doll.

Cette espèce fut signalée pour la première fois dans les avens par MM. Gustave Cabanes dès 1896 (1) et Galien Mingaud a retrouvé la variété dans le grand aven de Sauve (Gard) (2). M. Anthouard a d'ailleurs pu cultiver cette espèce durant plusieurs années. Pour lui, il est à remarquer que la variété *dedalea*, au moins pour le Gard, n'a encore été rencontrée que dans les avens.

La genèse de cette variété peut s'expliquer de la façon suivante : Sous l'influence d'un traumatisme quelconque, rupture, piqûre d'insecte ou arrachage, il y a division du limbe de la feuille ; puis sous l'action du milieu saturé d'humidité, les deux tronçons se développent d'une façon brusque et exagérée, ce qui produit la bifurcation. D'ailleurs, s'il s'agissait d'une varia-

---

(1) Gustave Cabanes, *Bull. Soc. d'études de Nimes*, 1895, p. 14-16 ; 1896, p. 52-60, 1 pl.

(2) *Procès-verbaux des séances de la Société d'études de Nîmes* (Bull. Soc. d'ét. de Nîmes, 1904, p. XXXI).

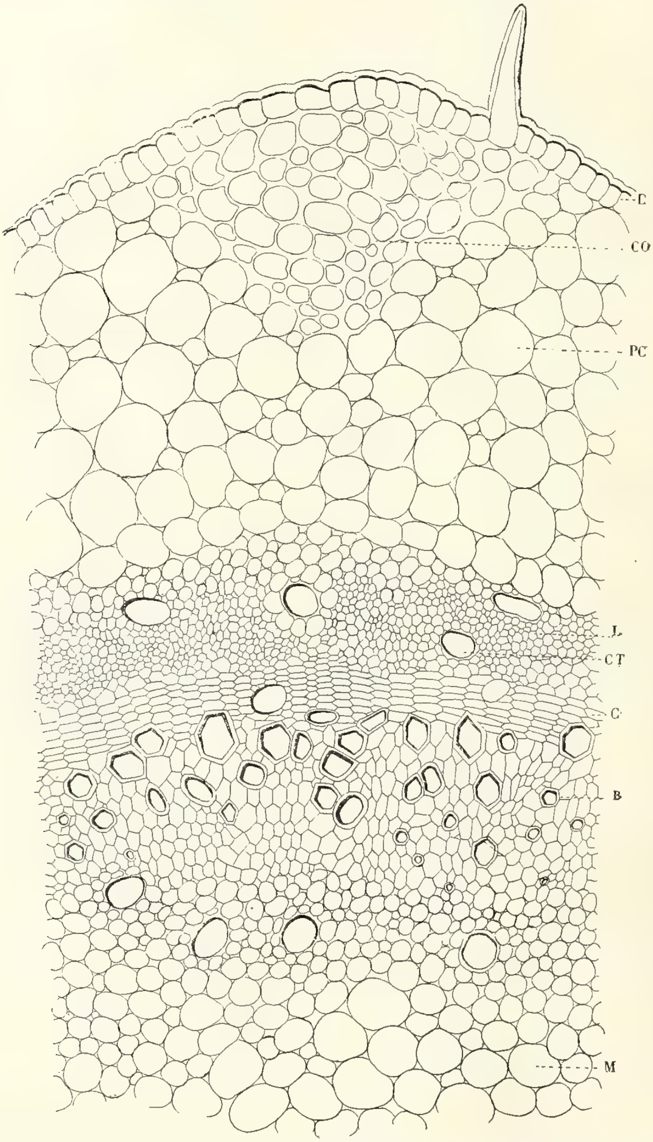


Fig. I. — *Sambucus Ebulus* L. — Coupe transversale d'une tige normale. Orifice du gouffre de Padirac (Lot). Gr. 40 diam. ; *e*, épiderme ; *co*, collenchyme ; *pc*, parenchyme cortical ; *l*, liber ; *c*, cambium ; *b*, bois ; *m*, moelle ; *ct*, cellules à tannin.

tion type, elle aurait toujours lieu aux extrémités, tandis qu'ici cette polymorphie s'exerce également sur tout le limbe, partout où se produit le traumatisme. Les spores des types cavernicoles, bifurquées ou non, sont toujours demeurées stériles, malgré les essais répétés pour arriver à obtenir leur germination.

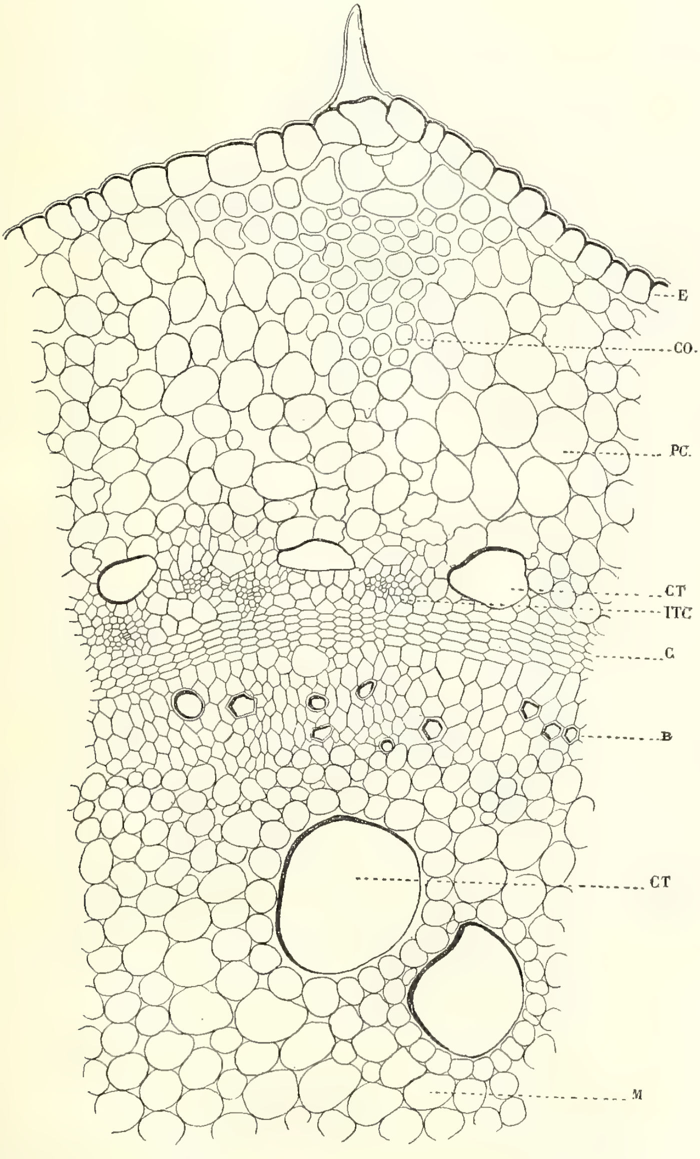


Fig. II. — *Sambucus Ebulus* L. — Coupe transversale d'une tige provenant du fond du gouffre de Padirac (Lot). Gr. 40 diam. ; *e*, épiderme ; *itc*, îlots de tubes criblés.

Dans les avens, l'uniformité de la flore tient aux caractères de milieu, peu de lumière et humidité excessive, conditions ne pouvant convenir aux graines de la plupart des représentants de la végétation désertique des causses où dominent les espèces constamment ensoleillées.

Pour les mêmes raisons, les espèces des avens éprouvent des variations dans leurs propriétés biologiques. Les unes ont leur développement avancé : *Chrysosplenium oppositifolium* L. était fleuri dès les premiers jours de février (gouffre de Padirac 1901-1903-1904) alors qu'à l'état normal la floraison n'a lieu qu'en avril-mai.

D'autres espèces, au contraire, sont retardées : *Lampsana communis* L. était encore stérile à la fin de juin (gouffre de Padirac).

Les déformations morphologiques sont en rapport avec la diminution dans l'éclairement, et l'état hygrométrique de l'air. Toutes les espèces considérées présentaient une tendance à l'allongement. Ce développement se fait surtout sentir sur les pétioles et les tiges, ainsi qu'en témoignent les quelques mensurations suivantes :

	Haut. de la tige.	Long. du pétiole.	
	m.	m.	
Mercurialis perennis L. (Padirac)........	0,35	0,65 à	0,09
Rubus fruticosus L.....................	»	0,04	0,07
Stachys palustres L....................	»	0,90	0,12

Les tiges quadrangulaires deviennent ailées ; *Mercurialis perennis* L. présente une exagération de ce caractère de la base au sommet de la tige. Dans *Galium Aparine* L. la tige, de quadrangulaire, devient étoilée.

Les feuilles s'espacent davantage, deviennent plus aiguës, les dentelures diminuent en nombre et en intensité (*Rubus*), comme cela se passe pour les *Muscinées*. Les poils deviennent également très rares (*Geranium Robertianum* L.) et peuvent même disparaître (*Cardamine hirsuta* L.).

Les feuilles peuvent enfin devenir asymétriques (*Sambucus*, *Asplenium*, *Bryonia*) et se dichotomiser comme nous l'avons vu précédemment.

Les plantes cavernicoles fleurissent moins vite que leurs congénères de la surface ; souvent la couleur des pétales est atténuée ; ainsi *Stachys palustre* L. du gouffre ou glacière naturelle de la Grâce de Dieu dans le Jura, présentait des corolles mouchetées de rouge et de blanc.

Les fruits semblent arriver en moins grand nombre et moins vite à maturité (*Cardamine hirsuta* L.) ; parfois même ils subissent un arrêt brusque dans leur développement. Les parois des avens [Padirac (Lot), Plo del Biau (Lozère), gouffre de la Pucelle (Lot)] montrent parfois de petites pousses de *Ficus Carica* L. à feuilles pendantes, à nervures plates, donnant naissance à de petites figues dures, du volume d'une noisette, n'arrivant jamais à maturité.

L'appareil reproducteur semble ici plutôt paralysé qu'altéré. *Cardamine hirsuta* L. donne dans le gouffre de Padirac trois ou quatre fruits par pied. Nous avons choisi, provenant de cette station, quelques pieds de cette espèce, avec boutons floraux et nous les avons plantés dans le jardin de l'École de Pharmacie de Paris. Ces individus ont non seulement repris leurs caractères normaux, mais de nombreux fruits se sont développés et les graines qui en provenaient, plantées en 1904, ont donné des germinations normales.

Les plantes douées de plasticité étant capables de s'adapter au milieu, il était intéressant de rechercher dans quelle mesure les impressions extérieures modifient la structure histologique des plantes cavernicoles. Nous allons voir que cette dernière est en rapport avec les variations morphologiques.

Quels que soient les organes considérés : tiges, feuilles, racines, les déformations qui portent sur les tissus constituants sont sensiblement les mêmes et peuvent se résumer de la façon suivante :

Épiderme. — La cuticule est à peine visible et présente toujours la réaction de la cellulose ; elle recouvre un épiderme peu marqué formé de cellules irrégulières, tantôt rondes, tantôt oblongues, le plus souvent disjointes, ne se touchant que légèrement par le bas de leurs parois latérales (*Cardamine hirsuta* L.).

L'appareil pilifère présente une grande réduction et peut même disparaître (*Cardamine hirsuta* L.) ; les poils tecteurs conservent leurs formes normales générales, mais leur longueur diminue ; il en est enfin qui sont comme arasés, réduits à l'état de simples excroissances épidermiques rappelant les poils en hublot de certaines espèces aquatiques.

Dans les poils plurisériés, le nombre des rangées cellulaires diminue; les poils deviennent plus courts, mais les cellules

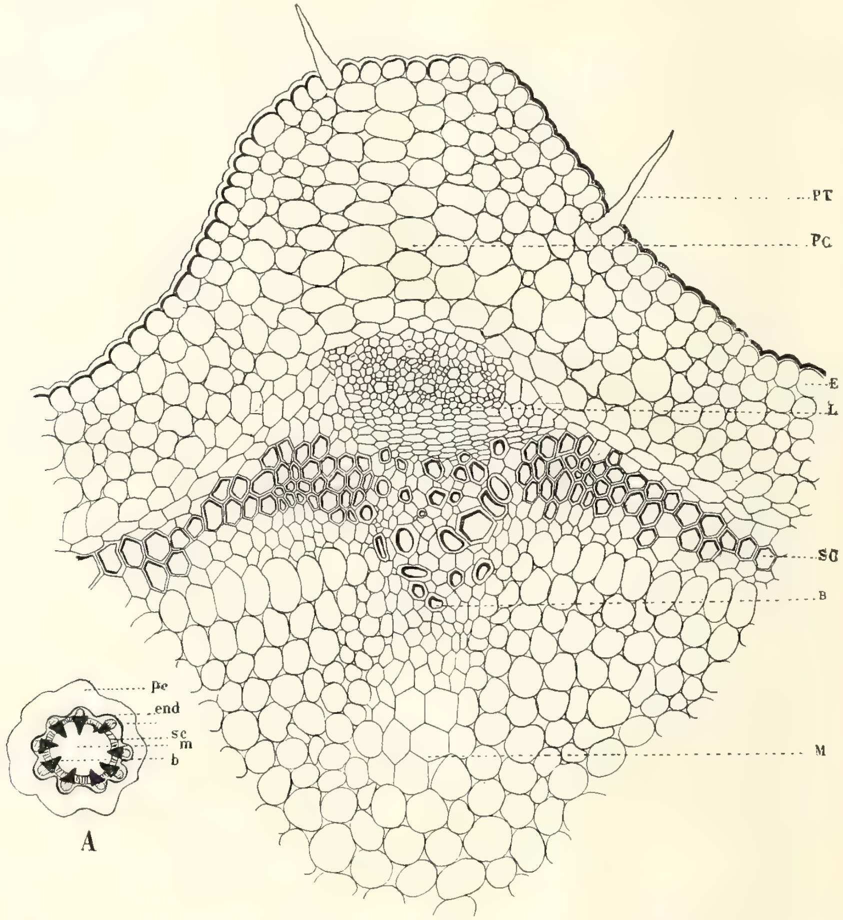


Fig. III. — *Cardamine hirsuta* L. — Coupe transversale d'une tige normale. Gr. 60 diam. A, schéma de la tige ; *e*, épiderme ; *pt*, poil tecteur ; *l*, liber ; *sc*, sclérenchyme ; *b*, bois, *m*, moelle ; *pc*, parenchyme cortical ; *end*, endoderme.

constituantes sont plus allongées (*Urtica*, *Chrysosplenium*) ; si ces ornements épidermiques sont capités, la tête s'allonge démesurément et devient un cylindre allongé ; il se fait en outre une réduction des éléments cellulaires (*Rubus*).

L'épiderme montre sur les deux faces, des cellules à contours très sinueux, comme on les observe chez certains végétaux aquatiques.

Le nombre des stomates diminue, et la chambre aérifère augmente de volume ; ces organes sont le plus souvent disposés par plages.

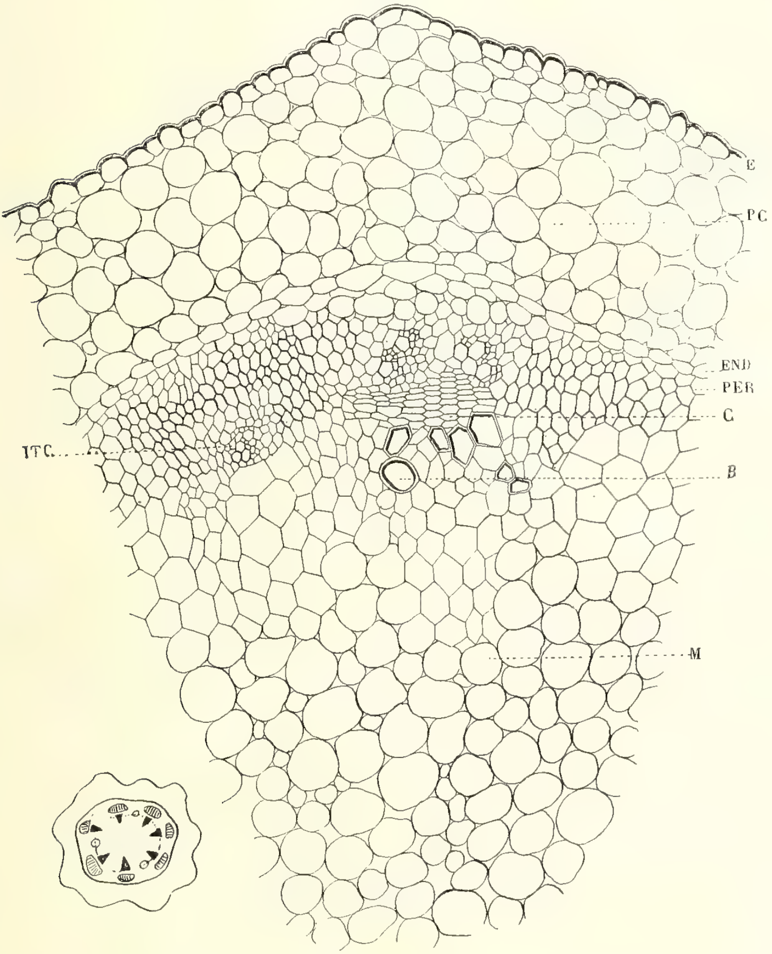


Fig. IV. — *Cardamine hirsuta* L. — Coupe transversale d'une tige. Fond du gouffre de Padirac (Lot). Gr. 60 diam. *e*, épiderme ; *pc*, parenchyme cortical ; *end*, endoderme ; *per*, péricycle ; *c*, cambium ; *b*, bois ; *m*, moelle ; *itc*, îlots de tubes criblés.

Parenchymes. — Ces derniers augmentent aux dépens des éléments lignifiés et fréquemment deviennent collenchymateux. Les tiges quadrangulaires deviennent ailées par l'exagénération de développement de ce tissu et les rayons médullaires augmentent en nombre et en diamètre.

Ces parenchymes présentant de grands méats, sont formés de cellules régulières plus ou moins sphériques (*Sambucus Ebulus* L.), ou allongées tangentiellement (*Cardamine hirsuta* L.) ; parfois enfin ces cellules affectent des contours sinueux et des invaginations de leurs parois, qui, augmentant la surface cellulaire, contribuent à développer l'assimilation chlorophyllienne, difficile dans un pareil milieu (*Galium*, *Lampsana*, *Cardamine*). Ce fait rappelle ce qui se passe dans les feuilles très étroites de Conifères.

La moelle, rarement résorbée, est formée de cellules dont les plus larges occupent le centre ; elle présente le plus souvent de nombreux méats intercellulaires. Nous n'avons jamais rencontré d'espèces présentant une lignification de ce tissu.

Dans les feuilles, le parenchyme palissadique est peu marqué (*Rubus*, *Chrysosplenium*) et peut même disparaître complètement, le limbe est alors formé uniquement de tissu très lacuneux ; de ce fait la chlorophylle et l'amidon y sont rares, l'assimilation est peu intense. M. de Lamarlière (1) a montré en effet que cette action s'exerce avec d'autant plus d'intensité que les assises des cellules en palissades sont plus nombreuses, et Griffon (2) a observé depuis, qu'il s'établit une sorte de compensation entre la forme anatomique et la quantité de granules chlorophylliens.

Certaines espèces présentent de grandes lacunes sous l'épiderme de la crête produite par la nervure centrale de la feuille (*Galium*, *Lampsana*). Dans d'autres espèces, le tissu palissadique existe, mais il présente de grands méats entre les cellules.

Sclérenchyme. — Dans les espèces normalement pourvues d'éléments de soutien, fibres ou cellules scléreuses, ces éléments diminuent et peuvent même disparaître complètement (*Rubus*). Tandis que les tissus scléreux tendent à disparaître, le collenchyme acquiert des proportions considérables et forme seul l'appareil de soutien.

---

(1) Géneau de Lamarlière, *Recherches physiologiques sur les Ombellifères* (Th. doct. ès sciences, 2^e mémoire, Paris, 1893).

(2) Griffon (Éd.), *L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes* (Ann. Sc. nat. Bot., 8^e série, t. X, p. 1).

Cylindre central. — L'endoderme est formé de cellules allongées tangentiellement, toujours dépourvues de points de subérification.

Liber. — Les causes extérieures influent sur l'étendue du liber, toujours très réduit dans les plantes des gouffres ; mais les tubes criblés existent, quand même attestant l'utilité de ces organes.

Dans les feuilles, comme dans la tige, la réduction du liber semble compensée par l'augmentation du diamètre des cribles disposés par plages. Les tubes criblés ont un contenu aqueux, alors que les cellules compagnes très nombreuses se distinguent des éléments du parenchyme libérien par un contenu protoplasmique très dense (*Sambucus*, *Chrysosplenium*).

A l'exception des plantes non chlorophylliennes, le liber des plantes supérieures est toujours dépourvu d'espaces intercellulaires. La diminution de la chlorophylle a provoqué le même résultat chez *Lampsana communis* L. (fig. VIII), le liber présente des méats irréguliers, remplis de matières de dégénérescence, fait analogue à ce qui a été observé par Sauvageau (1) chez certaines plantes parasites.

Dans les espèces pourvues de tissu criblé périmédullaire (*Composées*, *Cucurbitacées*), ce dernier subsiste très réduit et les éléments criblés prennent la disposition en plages déjà signalée pour le liber normal. Jamais le liber interne ne disparaît complètement, comme dans les plantes franchement aquatiques telles que *Hippuris*, *Trappa*, *Myriophyllum*.

En résumé, dans les végétaux étudiés ici, le liber, bien que développé plus vite que le bois, persiste quoique réduit, sans être suppléé par aucun organe.

Les tubes criblés groupés en plages par réaction de défense, sont les seuls qui n'aient pas une tendance à s'égaliser avec les autres tissus ; les plantes des cavernes n'étant pas absolument aquatiques, cette réduction du liber ne peut être totale.

Pour suppléer aux fonctions chlorophylliennes, il semble que la répartition des principes élaborés ait une plus grande intensité, ce qui pourrait expliquer le grand diamètre des tubes criblés et le grand nombre des cellules compagnes.

---

(1) Mangin, *Sur la substance intercellulaire* (Journ. de Bot., t. II, 1888).

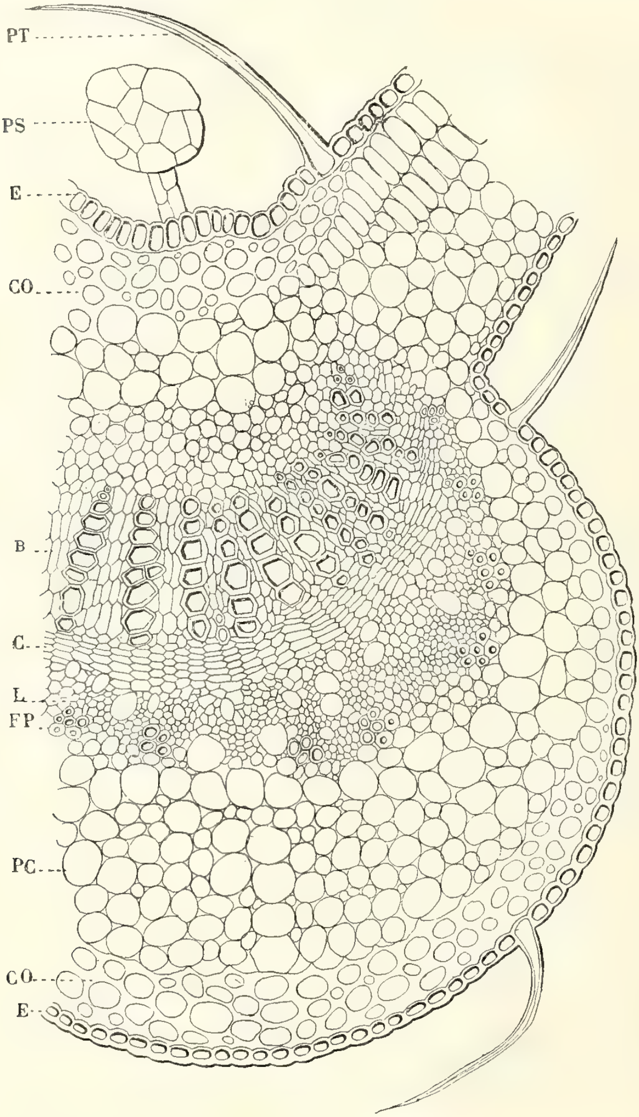


Fig. V. — *Rubus fruticosus* L. — Coupe transversale d'une feuille d'un échantillon normal. Gr. 120 diam. *e*, épiderme ; *pt*. poil tecteur ; *ps*, poil sécréteur ; *co*, collenchyme ; *pc*, parenchyme cortical ; *l*, liber ; *fp*, fibres péricycliques ; *c*, cambium ; *b*, bois.

Bois. — Dans les plantes cavernicoles le bois est le tissu qui éprouve la plus grande réduction. Il est parenchymateux et

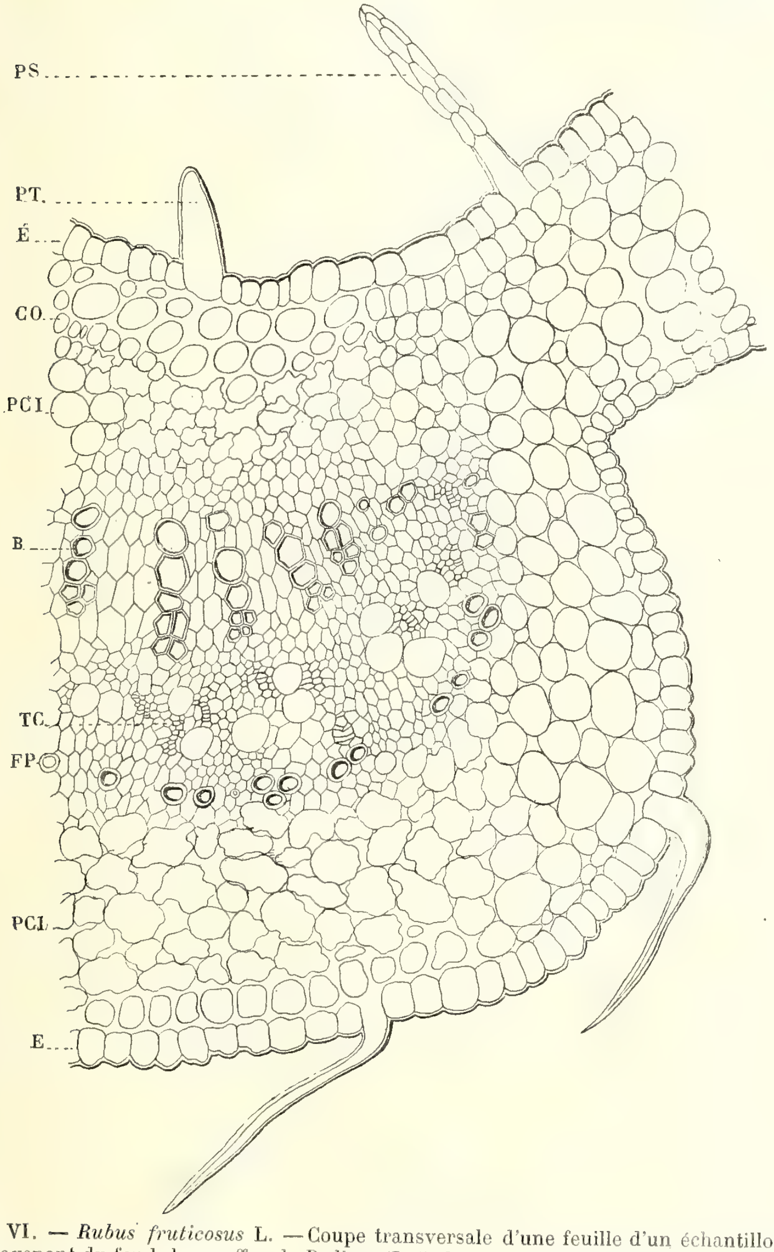


Fig. VI. — *Rubus fruticosus* L. — Coupe transversale d'une feuille d'un échantillon provenant du fond du gouffre de Padirac (Lot). Gr. 120 diam. *e*, épiderme ; *pt*, poil tecteur ; *ps*, poil sécréteur ; *co*, collenchyme ; *pci*, parenchyme formé de cellules à invaginations ; *fp*, fibres péricycliques ; *itc*, îlots de tubes criblés ; *b*, bois.

renferme des vaisseaux d'un diamètre supérieur à ceux des types normaux, à parois minces à peine lignifiées ; ils restent polygonaux, même dans les tiges âgées ; le parenchyme ligneux n'étant pas lignifié, les angles des vaisseaux n'ont de ce fait que de légères pressions à subir (*Sambucus*).

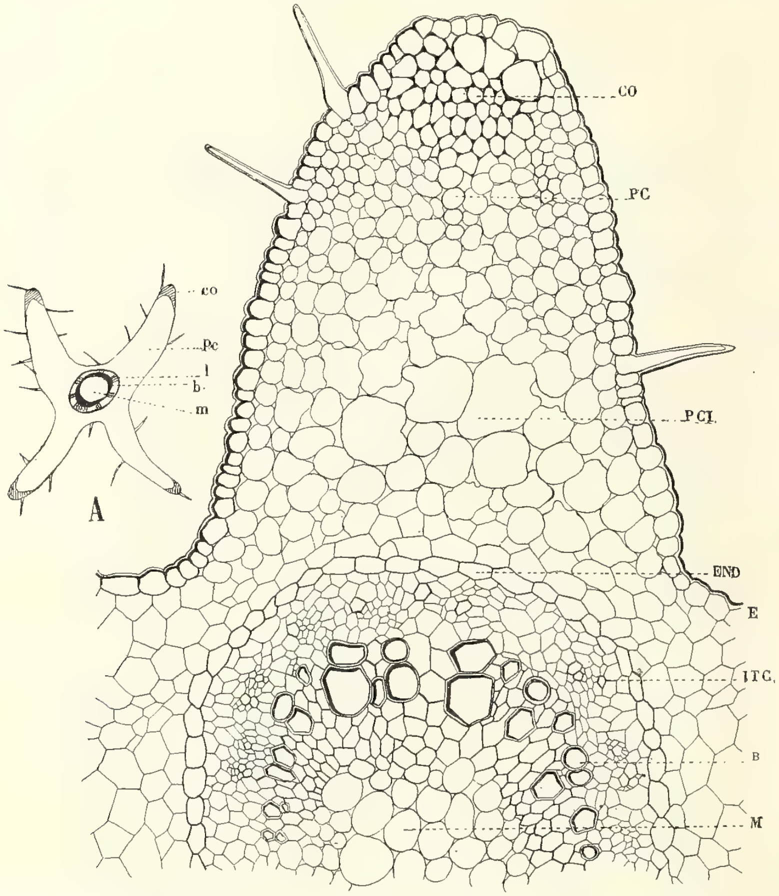


Fig. VII.— *Galium Aparine* L. — Coupe transversale de la tige d'un échantillon du fond du « Buco dei Buoi ». Gr. 120 diam. A, schéma général ; *e*, épiderme ; *co*, collenchyme ; *pc*, parenchyme cortical ; *pci*, parenchyme cortical formé de cellules à invaginations ; *end*, endoderme ; *itc*, îlots de tubes criblés ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle.

La réduction du bois est encore plus accentuée dans les feuilles. Le faisceau libéroligneux de la nervure principale est souvent réduit à 4 ou 5 vaisseaux (*Cardamine hirsuta* L.). Les nervures du limbe n'en renferment souvent qu'un seul

(*Galium*), remplacé parfois par une lacune ou un parenchyme où il est impossible d'apercevoir la tendance à la formation de vaisseaux.

Dans les plantes ou le cambium n'a fonctionné que par places, les faisceaux libéroligneux isolés sont plus allongés dans le sens radial où ils subissent une sorte d'étirement (*Lampsana*).

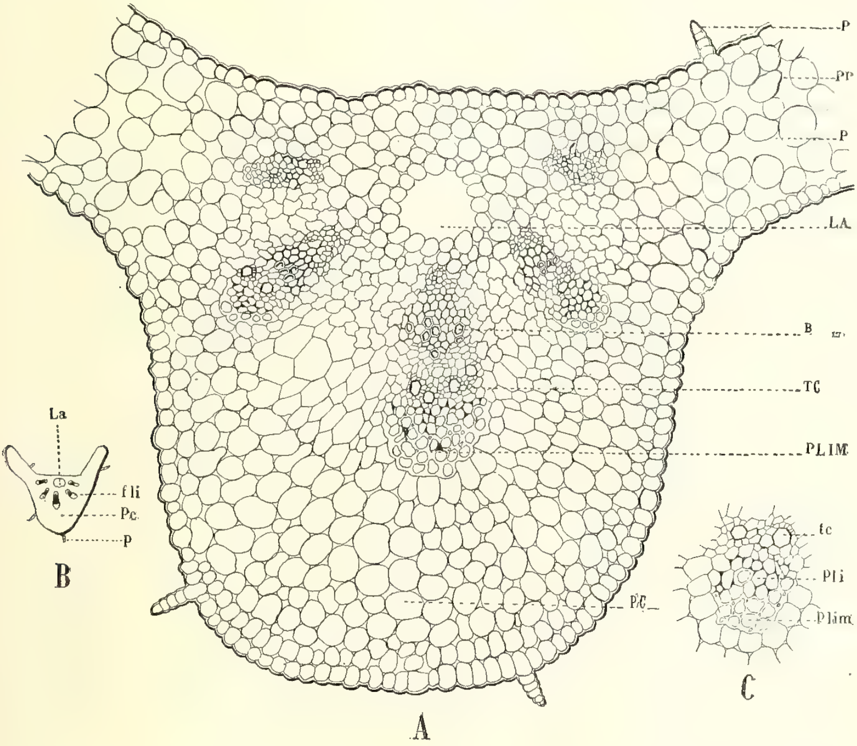


Fig. VIII. — *Lampsana communis* L. — A, Coupe transv. de feuille. Fond du gouffre de Padirac (Lot). B, schéma de la feuille; C, liber montrant les méats intercellulaires de son parenchyme. Gr. 120 diam. *p*, poil; *plim*, parenchyme libérien; *pc*, parenchyme cortical; *tc*, tubes criblés; *b*, bois; *fli*, faisceaux libéroligneux; *la*, lacune; *plim*, parenchyme libérien méatifère; *pp*, parenchyme jouant le rôle de palissadique; *pl*, parenchyme lacuneux.

Tandis que dans les végétaux normaux il y a le plus souvent concomitance entre les formations libériennes et ligneuses d'origines secondaires, dans les végétaux des gouffres l'apparition du bois est retardée. Dans les tiges, entre les faisceaux primaires et secondaires produits par la première activité du cambium, ce dernier peut fonctionner de nouveau. Dans ce cas son fonctionnement est inégal et produit des îlots intermédiaires de liber secondaire au-dessous desquels apparaissent parfois, mais tardivement, une ou deux trachées (*Cardamine*).

Appareil sécréteur. — Nous avons vu la grande variation des organes sécréteurs externes ; les organes internes sont à peu près fixes, les laticifères et les canaux sécréteurs ne présentent aucune variation (*Hedera Helix*, *Chelidonium majus*), contrairement à ce qui s'observe chez les plantes des stations élevées (*Buplevrum*, *Pinus*),où les canaux sécréteurs acquièrent une grande dimension.

Tannins. — Quant aux tannins, qu'ils soient considérés comme produits d'excrétions ou de réserve, très abondants ici, ils sont le signe d'une grande activité cellulaire. Dans les *Rubus*, les cellules à tannin sont nombreuses et légèrement augmentées de volume. Dans *Sambucus ebulus* L., les canaux tannifères peu développés dans les plantes récoltées au bord des gouffres, acquièrent ici des dimensions considérables. Leur diamètre atteint jusqu'à douze fois celui des cellules voisines. Ils sont localisés dans le liber et surtout dans la moelle où ils atteignent leur diamètre maximum. Le tannin qu'ils contiennent présente les réactions microchimiques ordinaires.

Oxalate de calcium. — En raison du manque de lumière, et de la réduction de la chlorophylle, les végétaux des avens ont une vie très intense destinée au maintien de l'activité cellulaire de la plante ; de là l'abondance des produits de sécrétion, notamment l'oxalate de calcium, abondant dans les mésophylles lacuneux (*Bryonia*) ou palissadiques des feuilles, où la cellule cristalligène peut occuper toute la hauteur de cette zone (*Rubus*).

Nous avons vu précédemment la grande réduction des grains chlorophylliens; il nous a donc semblé intéressant de chercher comment dans la plante ces derniers se trouvaient localisés.

Dans les feuilles des échantillons des avens profonds, les grains de chlorophylle sont rares, localisés uniquement dans l'épiderme supérieur; la xanthophylle persiste dans tous les tissus qu'elle colore en jaune clair (*Potentilla verna* L., aven des Trois-Femmes-Mortes, Lozère).

Les coupes de feuilles des plantes provenant d'avens à large ouverture, montrent des cellules à protoplasma clair, aqueux comme dans les plantes soumises à l'étiolement. La chlorophylle est répartie dans tous les tissus ou localisée autour des nervures (*Rubus*) dans le tissu palissadique, à l'endroit où il est le plus profondément situé. Ce fait montre que les assises externes des feuilles, bien que jouant le rôle d'écran par rapport aux assises situées au-dessous, gênent très peu la production des chloroplastides dans les tissus profonds.

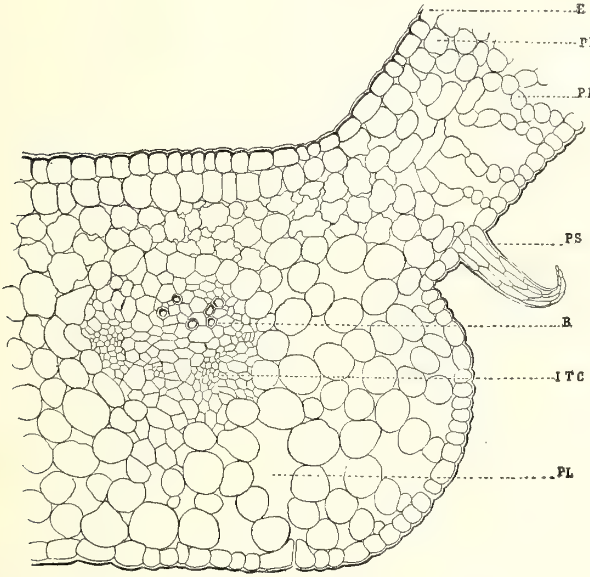


Fig. IX. — *Chrysosplenium oppositifolium* L. — Coupe transversale de feuille. Fond du gouffre de Padirac. Gr. 40 diam. *e*, épiderme ; *ps*, poil sécréteur ; *pl*, parenchyme lacuneux ; *itc*, tubes criblés en îlots ; *b*, bois ; *pp*, parenchyme palissadique ; *pl*, parenchyme lacuneux.

Dans la plupart des cas, les chloroplastides sont disposés le long des parois des cellules arrondies, formant toute la masse du limbe de la feuille ; parfois ces éléments chlorophylliens forment un V à ouverture tournée vers l'épiderme supérieur (*Mercurialis*, *Arabis*, *Bryonia*). L'obscurité augmente-t-elle, les chloroplastides gagnent l'épiderme (*Rubus*, *Lampsana*, *Mercurialis*) ; on les rencontre même dans les poils formés de 4 ou 5 éléments cellulaires (*Arabis*, *Mercurialis*).

Dans les plantes grimpantes (*Bryonia dioica* Jq.), les feuilles reçoivent les rayons lumineux sur les deux faces, les grains de chlorophylle gagnent les parties externes, et même les deux épidermes, tandis que le milieu du mésophylle en est dépourvu.

Certaines espèces présentent des feuilles ou fractions dépourvues de chlorophylle, et constituent des plantes semblables aux types panachés. Ces feuilles partiellement ou totalement décolorées (*Sambucus*, *Rubus*), ont une structure différente de celles restées vertes, sur la même plante ; le mésophylle est moins épais, et si ces dernières fonctionnent comme leurs congénères de la surface du sol, elles doivent être moins assimilatrices, ainsi que l'ont démontré Senebier (1), de Saussure (2), Cailletet, Engelmann (3), Bonnier et Mangin (4).

Dans le but de compenser le peu d'assimilation par les feuilles, certaines plantes contiennent des grains de chlorophylle dans les parties externes de la tige. Lorsqu'il existe un collenchyme, ce dernier en est toujours dépourvu, mais les éléments verts peuvent se retrouver plus profondément, jusque dans les rayons médullaires. Il y a là un véritable phénomène de suppléance, comme on en a observé dans les types à feuilles réduites (*Cactées*, *Euphorbes cactiformes*, etc.).

En résumé, les plantes vasculaires de la flore cavernicole subissent l'influence du milieu, et leur structure anatomique rappelle de très près celle des végétaux aquatiques (réduction et disparition des poils, réduction du bois, etc.), bien que le liber interne ne disparaisse pas complètement.

Non seulement il y a un déplacement des éléments chlorophylliens, mais encore l'appareil propre à la chlorophylle diminue et peut même disparaître. La réduction de l'assise palissadique diminue l'épaisseur de la feuille, contrairement à ce qui s'observe chez les plantes alpines (*Lotier*, *Brunella*, *Fragaria*) où l'exposition au grand soleil augmente le nombre des assises palissadiques (1).

---

(1) Senebier, *Forêts et bois, arbres et arbustes ; physiologie végétale* (Encycl. méthod. et physiol. végétale, Blanquart de Septfontaine, t. IV, p. 275).

(2) De Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*. Paris, 1804, p. 34-36.

(3) Engelmann, *Les couleurs non vertes des feuilles et leur signification pour la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la lumière* (Arch. néerlandaises, t. XII, 1888, p. 1-57).

(4) Bonnier et Mangin, *L'assimilation chlorophyllienne séparée de la respiration* (Ann. Sc. nat. Bot., 7ᵉ série, t. III, 1886, p. 5).

La vapeur d'eau saturant l'atmosphère des gouffres, agit encore en absorbant certaines radiations lumineuses, notamment les violettes, qui sont assimilatrices. La lumière arrive de ce fait plus active et la stimulation qu'en éprouve la feuille se traduit par l'expansion des parenchymes et une assimilation plus active. De ces deux causes résulte malgré le peu de lumière qu'ils reçoivent, une résistance plus grande des végétaux cavernicoles.

Ces faits sont confirmés par l'étude des plantes arctiques vivant à un faible éclairement dans une atmosphère brumeuse. Les coupes y montrent, en effet, une réduction de l'appareil ligneux, et du parenchyme palissadique, des méats dans les parenchymes toujours formés de cellules arrondies.

Au point de vue des variations histologiques, les plantes des gouffres occupent le milieu entre les espèces aquatiques et les végétaux arctiques. Elles présentent les caractères particuliers suivants :

Réduction de l'appareil pilifère et des poils sécréteurs externes, contrairement au tissu sécréteur interne invariable.

Augmentation de l'appareil de soutien cellulosique (collenchyme) aux dépens des éléments sclérifiés ; diminution de la zone ligneuse.

Localisation par plages des tubes criblés peu nombreux ; augmentation du nombre des cellules compagnes et présence de méats intercellulaires dans le parenchyme libérien.

Disparition, en tout ou en partie, de l'appareil palissadique ; parenchymes très lacuneux, souvent formés de cellules dont les parois fortement invaginées ont, de ce fait, une plus grande surface d'assimilation.

Les causes des modifications ainsi observées sont dues : 1° A la réduction de l'intensité lumineuse, les variations histologiques étant en rapport avec la largeur et la profondeur du gouffre ; 2° à l'état hygrométrique de l'air ; 3° à la température ambiante.

---

(1) G. Bonnier, *Observat. sur la flore alpine d'Europe* (Ann. Sc. nat. Bot., 8e série, t. X, p. 5).

Depuis longtemps l'attention des botanistes avait été attirée

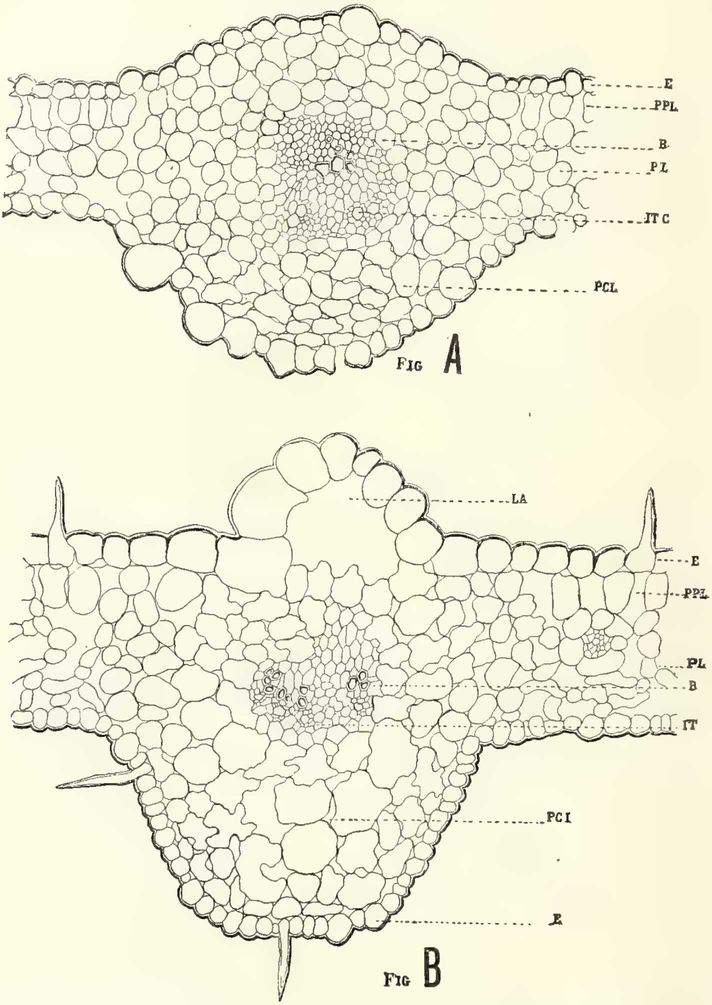


Fig. X. — A, coupe transversale d'une feuille de *Cardamine hirsuta* L. — B, coupe transversale de la feuille de *Galium Aparine* L. — Fond du gouffre de Padirac (Lot). Gr. 40 diam. *e*, épiderme ; *itc*, îlots de tubes criblés ; *b*, bois ; *pci*, parenchyme formé de cellules à invaginations ; *pcl*, parenchyme cortical lacuneux ; *ppl*, parenchyme palissadique lacuneux ; *pl*, parenchyme lacuneux ; *la*, lacune.

par l'influence de l'intensité lumineuse sur la structure des plantes. Kraus (1), Rauwenhoff (2), Costantin (3) ont étudié le rôle de l'obscurité complète. Stahl (1) a comparé les différences anatomiques des végétaux suivant qu'ils se développent au soleil ou à l'ombre, conditions qui se réalisent souvent dans la nature. Ils ont remarqué la réduction des parenchymes palissadiques et des granules chlorophylliens, fait observé uniformément chez tous les végétaux des cavernes.

---

(1) Kraus, *Landw. Vers. Stat.* t. XX, 1877, p. 415.

(2) Rauwenhoff, *Sur les causes des formes anormales des plantes qui croissent à l'ombre* (Ann. Sc. nat. Bot., 6e série, t. IV, 1876).

(3) Costantin, *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones* (Ann. Sc. nat. Bot., 6e série, XVI 1883, p. 5 à 176).

Mais, dans ce cas, deux facteurs au moins agissent en même temps pour modifier la structure : l'éclairement et l'état hygrométrique. M. Dufour (2) est arrivé à isoler le premier de ces facteurs et à déterminer la part qui lui revient dans les variations anatomiques obtenues à l'ombre ou au soleil. Il a vu ainsi que les plantes élevées à la lumière étaient plus développées, plus volumineuses, à floraison plus riche, à nombreux stomates, à cellules épidermiques plus grandes, plus cutinisées. Le tissu palissadique est plus marqué et les chloroplastides plus nombreux et plus gros. Tous ces caractères sont précisément le contraire de ceux observés chez les végétaux des avens, soumis à peu de lumière.

Mais l'état hygrométrique joue un grand rôle dans les variations anatomiques des plantes étudiées par nous. Wiesner a montré, en effet, l'influence de l'humidité sur la structure des plantes. M. Lothelier (3), puis Bonnier (4) ont montré que les plantes élevées en milieu humide augmentaient de surface; on voit diminuer leur épaisseur, l'appareil palissadique, la différenciation de leur appareil végétatif. Comme nous n'avons pas dans les plantes cavernicoles une continuité dans l'éclairement les réductions persistent, d'autant que l'humidité des gouffres est parfois très grande. Or, plus l'état hygrométrique est élevé, plus la structure des feuilles se simplifie et plus l'épaisseur du mésophylle se trouve diminuée.

Nous donnons, ci-dessous, l'état hygrométrique de l'air de quelques cavités, comparé à celui des régions arctiques ou des Alpes.

---

(1) Stahl, *Ueber den Einfluss der sonnigen oder schattigen Standortes* (Zeitsch. f. Naturwiss. Iena, 1883, XVI, 38 p., 1 pl.

(2) Dufour, *Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles* (Ann. Sc. nat. Bot., 7^e série, t. V, Paris, 1887, p. 311).

(3) Lothelier, *Recherches sur les plantes à piquants* (Rev. gén. de Bot., t. V, 1893, p. 518).

(4) G. Bonnier, *Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées* (Rev. gén. de Bot., t. IV, 1894, p. 505).

Ile Jan-Mayen	92,2
Au Spitzberg	80
Grands-Mulets	66
Grottes du Trilobite (Yonne)	16,22
— de l'Ours (id.)	18,75
— de la Roche-Percée (id.)	29,00
— des Fées	20,21
Gouffre sous les Fées (Yonne)	60,00
Grotte de l'Égouttoir (Yonne)	22,22

La température basse influe également sur la structure des plantes. Or, ici, dans les gouffres ou cavernes, la température est en général peu élevée, ainsi que le montre le tableau suivant :

	Mars.	Août.	Sept.	Déc.
Gouffre de Padirac, températures moyennes.	6° C.	13° C.	13° C.	13° C.
Grotte de la Balme (Ain)	»	»	18°,4	»
Glacière de la Grâce de Dieu	»	1°,4	0° ou 1	»
Mines d'Autun	»	14°,0	»	»
Bucco della Acqua Fredda, près Bologne	»	»	»	15°,0
Cogolo della Guerra Vicentin	»	»	13°,0	»
Gouffre dei Buoi, près Bologne	»	13°,0	»	12°,5
Catacombes de Paris	12°,2	14°,0	13°,0	11-12°

La température moyenne de la plupart des cavités est de 13° centigrades.

Or, M. Bonnier (1) a montré que pour une différence de 5° seulement avec la température ambiante, l'appareil palissadique subissait une très grande réduction. Or, ici, non seulement la température des grottes est inférieure à celle des causses, mais elle est sensiblement uniforme, contrairement à la température extérieure où les plantes subissent l'action prolongée et non atténuée du soleil durant le jour, et une température froide durant la nuit.

La température peu élevée et sensiblement uniforme du jour et de la nuit contribue donc à rendre les feuilles d'un vert gai, à diminuer le nombre des chloroplastides ainsi que l'étendue du tissu palissadique.

On peut admettre qu'au bout d'un certain temps les plantes cavernicoles deviennent ombrophiles, changent leur structure anatomique ; de là, la quantité moindre d'assimilation, car si ces feuilles développées à l'ombre avaient la même structure que les feuilles développées en plein soleil, peut-être assimileraient-elles mieux que les autres à la lumière diffuse.

---

(1) G. Bonnier, *Caractères anatomiques et physiologiques des plantes rendues artificiellement alpines par l'alternance des températures externes* (C. R. Acad. des Sc., t. CXXVII, 1878, p. 1143).

Les physiologistes, en effet, à la suite des recherches de Boussingault, Duchartre, Sachs, Wolkoff, Müller, Kreussler, Deherain, Mangin, Famintzin, Reink, ont été conduits à admettre qu'une plante ombrophile semble assimiler autant dans la station où elle est qu'en plein soleil et qu'il y a, pour la fonction chlorophyllienne, des optima d'intensités lumineuses assez différents suivant les plantes.

L'humidité constante, l'obscurité, la température basse, et le plus souvent uniforme, réunissent ici leur action pour produire les mêmes effets chez les végétaux de nos grands gouffres.

CHAPITRE II

Muscinées.

Données générales, affinités et répartition géographique.

En général, les Muscinées forment le fond de la végétation cryptogamique des gouffres, les grottes à flanc de coteau en renfermant au contraire fort peu. On trouve là un certain nombre d'espèces se développant dans les stations ombragées, qui, sous certains rapports, se rapprochent par leurs conditions de celles des cavernes.

Les Mousses, ayant besoin de beaucoup d'humidité pour se développer, trouvent dans les gouffres une atmosphère convenable : le repos de l'air, la faible lumière empêchent l'évaporation et la transpiration des liquides. On sait, en effet, qu'une plante élevée à l'obscurité grandit plus vite et a ses entre-nœuds plus espacés. D'autre part, l'abaissement de la température, qui est en moyenne 7 à 14 degrés, et la pauvreté du substratum ne sont pas sans influence pour la production des déformations observées chez ces plantes.

Comme cela a lieu à la surface du sol, les exigences des espèces des cavernes, par rapport à la lumière, sont très diverses, et, dans la plupart des cas, les *Hépatiques* se sont montrées moins avides de lumière.

Les modifications morphologiques et anatomiques, souvent présentées par les *Muscinées*, sont en rapport avec les différences dans l'éclairement. Les individus se développant dans les endroits les plus obscurs, sont en touffes plus maigres, plus pâles, et moins denses que leurs congénères développés dans des conditions ordinaires. La base des touffes est décolorée et la vie paraît s'être localisée aux extrémités des rameaux. Fréquemment on les trouve mêlées à des formes mycéliennes pulvérulentes, rappelant certaines symbioses lichéniques des protonemas étudiées par M. Bonnier (1). Mais, lorsque la lumière est plus abondante, la teinte claire, ou vert foncé, domine, au détriment des tons jaunes ou mordorés que présentent souvent les mêmes espèces dans les endroits ensoleillés, à la surface du sol.

Dans les échantillons du fond des avens et des galeries, les feuilles recevant les radiations solaires obliquement, la chlorophylle se masse en bandes disposées face aux rayons incidents.

Nous n'avons jamais rencontré de Mousses à l'obscurité totale. Les espèces rencontrées le plus profondément à l'obscurité partielle appartiennent au genre *Fissidens*.

Le climat et l'altitude ne paraissent pas avoir une influence aussi sensible dans les cavernes qu'au dehors. C'est qu'en effet la température, qui est le facteur variant le plus avec l'altitude et le climat, varie beaucoup moins à l'intérieur des cavités qu'à l'extérieur, les autres conditions externes pouvant rester à peu près semblables. Aussi voyons-nous le *Webera albicans* Schp. des cavernes présenter les mêmes variations à Cherbourg, au niveau de la mer et dans un climat maritime, qu'au Frankenthal, au-dessus de 1000 mètres et dans un climat très rude; tandis que cette même espèce dans les régions alpines, en dehors des cavernes, présente une variation notable, la variété *glaciale* Br. eur. Le *Thamnium alopecurum* Br. eur. et l'*Eurhynchium prælongum* Br. eur. varient à peu près de la même façon dans les cavernes du Lot, entre 200 et 300 mètres, dans un climat submédиterranéen, que dans les Hautes-Vosges et le Jura. Cependant, la dernière espèce, dans les régions méridionales et en dehors des cavernes, produit des formes spéciales, en particulier la variété *rigidum* N. Boul.

---

(1) G. Bonnier, *Germination des Lichens sur les protonemas des Mousses* (Rev. gén. de Bot., I, 1889).

En ce qui concerne la nature du substratum, on trouve fréquemment des espèces saxicoles, plus rarement arboricoles. Parmi les premières, celles qui dominent sont les calcicoles. Les couches calcaires donnant presque exclusivement des cavernes ou avens. Une espèce cependant paraît faire exception, c'est le *Bryum pallens* Sw., considéré généralement comme silicicole. Mais il se présente dans les cavernes calcaires sous une forme telle (var. *pseudo-capillare* Gén.-Lam. Mah.), que l'on peut admettre, jusqu'à plus ample informé, que cette forme doit son origine précisément à la nature calcaire du substratum sur lequel elle se développe.

Dans les terrains siliceux, les vraies cavernes sont plus rares, mais cependant, les cavités humides et peu éclairées ne font pas défaut et leur population bryologique, quoique restreinte, n'est pas à négliger (grottes de Jersey, du Honeck, de Cambounes, Tarn). Elle présente bon nombre de modifications intéressantes pour l'observateur, ou bien elles peuvent avoir leur importance pour la Bryologie générale et même pour la connaissance des variations morphologiques que peuvent subir les plantes de tout ordre sous l'influence du milieu extérieur.

Les cavernes des terrains siliceux possèdent un certain nombre de Muscinées silicicoles qui leur sont propres, comme *Plagiothecium elegans* Br. eur., *P. silvaticum* Br. eur., *Mnium hornum* L., *Webera albicans* Schp., etc., et chez ces espèces on observe des modifications parallèles à celles qui ont été constatées pour les espèces propres aux cavernes des terrains calcaires.

Chez les espèces indifférentes à la nature du sol et qui ont été trouvées dans les cavernes des deux sortes de terrains, lorsque les variations sont poussées à l'excès, on constate la production de variétés et de formes semblables des deux côtés. Ce fait se constate très bien chez le *Thamniun alopecurum* Br. eur. (forma *distans*, *f. complanata*, *f. filescens* et var. *gracile*), chez l'*Eurhynchium prælongum* Br. eur. (var. *filiforme*) et chez le *Fegatella conica* Corda. (var. *leptophylla*). Cependant, il doit exister des variations propres, dues à la nature chimique du sol, car nous avons constaté que les formes pâles du *Thamnium alopecurum* Br. eur., paraissent manquer aux terrains siliceux.

Mais si les lichens semblent moins bien s'accommoder du Gypse que du calcaire à l'état de carbonate de calcium, il n'en est pas de même des Mousses qui se présentent ici en coussinets denses, très verts, et en parfait état. Les Hépatiques comme les Mousses, préfèrent le gypse au carbonate de calcium et certaines espèces prennent sur ce sol un développement énorme : tel est le cas de *Neckera crispa* Hedw., *Hypnum rutabulum* L., *Madotheca lævigata* Dum., etc. Certaines Mousses absorbent et assimilent de telle façon le sulfate de calcium très soluble que les folioles sont couvertes d'une fine poussière blanche (*Encalypta streptocarpa* Hedw.).

Les Mousses xérophiles ou subxérophiles ont le dessus sur les espèces hygrophiles, dans la plupart des excavations se montrant dépourvues de cours d'eau souterrains ou présentant tout au plus des suintements le long des parois. D'ailleurs, l'air y est relativement sec et chaud ; tout semble donc favoriser le développement des espèces xérophiles : Aussi ne faut-il point s'étonner de voir *Barbula ruralis* Hedw., *Encalypta streptocarpa* Hedw., *Grimmia apocarpa* Hedw., *G. pulvinata* Sm., *Orthotrichum saxatile* Brid., *Thyidium abietinum* Br. eur., etc., généralement fréquents dans le voisinage, pénétrer plus ou moins profondément dans les cavernes et conserver presque intactes les armes dont la nature les a munies contre un excès de transpiration : poils, papilles, disposition en coussinets denses, etc.

Cette sécheresse relative du substratum et de l'atmosphère explique aussi l'absence presque complète des Hépatiques plus généralement adaptées aux milieux frais ou humides. Une seule espèce se rencontre dans ces circontances, le *Madotheca platyphylla* Dum. et c'est une des moins hygrophiles.

Dans les cavités pourvues d'eau, ou d'un ruisseau souterrain, on rencontre les types des endroits frais et ombragés, comme

Rhynchostegium tenellum Br. eur., *Hypnum velutinum* L., ou même relativement humides, comme *Hypnum filicinum* L. et *Thamnium alopecurum* Br. eur. Aucune espèce submergée n'a été rencontrée souterrainement.

L'*Eucladium verticillatum* Br. eur. mérite une mention spéciale. Cette espèce, même quand elle vit en plein air, recherche toujours les suintements d'eaux fortement chargés de calcaire. En devenant souterraine, elle conserve ses habitudes. Dans les grottes les plus sèches [grotte du Trilobite (Yonne), de Castagnero Vicentin], comme dans les plus humides [grotte de l'Égouttoir et des Moulineaux (Yonne), de la Balme (Ain), Cogolo delle Tette, della Guerra Vicentin, la Grâce de Dieu (Jura)], sitôt qu'il se forme des suintements le long des parois, on la voit apparaître et se développer.

Souvent elle est accompagnée d'autres organismes qui sont des myséliums de champignons et constituent une véritable symbiose; d'autres fois elle est alliée à une Nostocacée du genre *Lyngbia*.

Dans les cavités humides et froides exposées au nord, on trouve des espèces qui ne se sont pas rencontrées dans les cavernes plus chaudes, ce sont des espèces à affinités plutôt boréales : *Hylocomium triquetrum* Br. eur., *Hypnum Schreberi* Willd., *H. cuspidatum* L., *H. filicinum* L., *Thamnium alopecurum* Br. eur.

Tels sont rapidement exposés, les caractères généraux de la flore bryologique des cavernes. Après avoir examiné les relations de cette dernière avec la flore superficielle avoisinante, nous décrirons les déformations les plus générales observées chez les plantes de ce groupe.

Enfin, nous terminerons le chapitre ayant trait au Muscinées par quelques essais expérimentaux, et l'exposé des conclusions ressortissant à l'étude particulière des représentants de ce groupe de Cryptogames adaptés à la vie cavernicole.

Affinités géographiques des Muscinées des cavernes.

Le rapport que présentent les Muscinées des cavernes considérées spécifiquement avec la flore bryologique des régions environnantes, montre l'origine des espèces qui ont peuplé les diverses cavités explorées jusqu'à ce jour.

L'origine de ces espèces n'est pas toujours facile à rechercher, car dans plusieurs cas, on ne connaît pas suffisamment à fond la flore bryologique avoisinante, pour pouvoir affirmer avec certitude que telle espèce, prise en particulier, manque ou existe dans la contrée, et que sa présence dans telle caverne est due à une origine proxime ou éloignée. Cependant, dans la plupart des cas, on connaît suffisamment les données générales de la bryogéographie pour pouvoir, par comparaison, arriver à des conclusions certaines.

Il est à remarquer que la population bryologique des différentes cavernes, quoique tendant à s'égaliser grâce aux conditions extérieures uniformes, ne perd pas tout caractère individuel ou au moins régional. Ce qui précède s'applique donc seulement à un certain nombre de Muscinées qui sont communes à beaucoup de cavernes explorées jusqu'ici. Mais, à côté de ces espèces ubiquistes, il s'en trouve d'autres spéciales aux cavernes de chaque région. Ce fait est dû à ce que la végétation bryologique des cavernes est toujours sous la dépendance étroite de la flore extérieure qui lui fournit des germes fréquemment renouvelés qui sont l'origine des individus cavernicoles.

L'ensemble de la flore bryologique se divise, comme on sait, en trois grandes régions principales, la région méditerranéenne, dite région de l'Olivier, la région sylvatique et la région Alpine, qui ont été très bien définies et étudiées par M. l'abbé Boulay (1). C'est la division que nous adopterons ici.

Peu de grottes ont été explorées jusqu'à maintenant au point de vue bryologique sur le territoire même de la région méditerranéenne. Seules, celles du massif de la Gardiole (Hérault) nous ont fourni quelques Mousses.

Aucune espèce caractéristique absolue de la région de l'Olivier n'a encore été constatée dans ces grottes. Les conditions spéciales, surtout celles de température et de sécheresse, exigées par les espèces à proprement parler méditerranéennes, ne paraissent pas devoir se rencontrer dans les cavernes, même dans celles qui sont situées sur le territoire de la région.

---

(1) N. Boulay, *Étude sur la distribution géographique des Mousses en France*, Paris, 1877.

Ce qui domine dans ces cavités, ce sont les espèces qui, très fréquentes et très répandues dans la région de l'Olivier, peuvent cependant s'en éloigner et s'étendre dans la région sylvatique ; en particulier dans le sud-ouest, l'ouest et le nord de la France, tout en suivant de plus en plus étroitement le littoral de l'Océan et de la Manche, car, à mesure qu'elles s'avancent dans les contrées septentrionales, elles cherchent dans la douceur relative du climat maritime une moyenne de température qui soit en rapport avec celle de leur véritable patrie.

Parmi ces espèces émigrantes, les *Eurhynchium striatulum* Br. eur., *E. circinnatum* Br. eur., *Leptodon Smithii* M., ont été constatées à la grotte de la Madeleine (Hérault).

L'élasticité assez grande de ces plantes, surtout en ce qui concerne la température, leur permet d'habiter des stations relativement froides, telles que les grottes, stations plus froides que celles exigées par les espèces méditerranéennes proprement dites. La constance de la température qu'elles y rencontrent peut compenser aussi jusqu'à un certain degré le manque d'intensité de cette dernière condition de développement.

Sous le rapport de la lumière, l'*E. striatulum* Br. eur. est peu difficile. Il en est de même de l'*E. circinnatum* Br. eur. L'un et l'autre savent se contenter des stations ombragées, et l'on a constaté depuis longtemps que le premier produit une forme adaptée aux lieux sombres, la variété : *cavernarum* Mdo. De plus, une humidité moyenne n'est pas non plus pour nuire à ces espèces. Malgré cela, l'*E. circinnatum* Br. eur. se rencontre parfois dans des stations tout à fait sèches et ensoleillées et se conduit alors comme une véritable xérophile. Il est d'ailleurs à remarquer que dans les cavernes il recherche les places les moins humides.

Quant au *Leptodon Smithii* M., bien qu'il ait normalement une station arboricole et xérophile, il présente aussi parfois une variété *filescens* Ren., forme d'adaptation sous laquelle on le rencontre dans les cavités fraîches des rochers. C'est aussi en partie sous cette forme qu'il pénètre dans la caverne de la Madeleine.

D'autre part, l'*Orthotrichum saxatile* Brid., qui a été recueilli en compagnie des espèces précédentes, dans les grottes du massif de la Gardiole, est aussi commun dans la région méditerranéenne que dans la région sylvatique. Sa station est xérophile et il habite les rochers calcaires. On ne doit donc pas s'étonner de le rencontrer à l'entrée des grottes relativement sèches, creusées dans un sol calcaire.

Il serait intéressant de savoir si dans certaines grottes plus humides de la région méditerranéenne, on ne pourrait trouver des Muscinées caractéristiques de la région des forêts, manquant à la région méditerranéenne ou ne s'y rencontrant qu'accidentellement. Le fait n'est pas invraisemblable, au contraire, mais nos recherches sur ce point sont restées jusqu'ici sans résultats.

1° Tarn.

Les grottes explorées dans le département du Tarn (grottes de Caucalières, grottes de la Montagne-Noire, etc.), bien que situées dans une contrée qui, sous bien des rapports, se rapproche de la région méditerranéenne, n'ont présenté aucune ou presque aucune affinité avec la flore bryologique de cette dernière région (1).

Les Muscinées qui y ont été recueillies se rattachent entièrement à la région sylvatique. Il est vrai que l'altitude intervient ici pour modifier fortement l'aspect de la flore, plusieurs de ces grottes étant en effet à une altitude de 500 mètres. Beaucoup d'espèces qui y ont été constatées ont une aire de dispersion très vaste, ne caractérisent aucune région et sont par conséquent douées d'exigences peu limitées, au moins sous le rapport de la lumière. Elles sont pour la plupart saxicoles, ou peuvent l'être au moins accidentellement (*Hypnum cupressiforme* L., *Hypnum molluscum* Hedw., *Anomodon viticulosus* H. et T., *Bryum argenteum* L., *Orthotrichum affine* Brid., *Barbula muralis* Hedw., *Grimmia pulvinata* Sm., *Frullania Tamarisci* Dum., *Madotheca platyphylla* Dum., etc.)

---

(1) Martin-Donos (De) et Jeanbernat, *Florules du Tarn*, 2^e^ partie, in-8°, 1867.

On trouve, en somme, dans les grottes du Tarn, explorées jusqu'aujourd'hui, la végétation des plaines basses de la partie moyenne et septentrionale de la France, qui se rattache le plus souvent à la zone inférieure de la région sylvatique. Fait à remarquer, on n'a pas encore constaté dans ces grottes l'existence de ces espèces qui font partie des extensions de la région méditerranéenne. Mais il nous paraît vraisemblable, étant donnée la position géographique de la contrée, que cette lacune pourra être comblée quelque jour par des explorations plus étendues.

2° Lozère.

Nous avons étudié dans la Lozère des cavités variant de 30 à 219 mètres de profondeur, toutes possèdent une flore sensiblement voisine, et dès l'ouverture les espèces sont déjà bien mal représentées. A l'orifice et sur les parois des puits quelques espèces sont mélangées aux Lichens et aux Hépatiques (*Hypnum alopecurum* L., *H. crista-castrensis* L., *H. rutabulum* L., *Neckera crispa* Hedw., *Pterogonium gracile* Swartz., *Gymnostomum curvirostrum* Hedw.

Des nombreuses espèces répandues à la surface des causses (1), quelques-unes seulement occupent l'oritie et exceptionnellement gagnent le fond (*Fissidens adianthoides* Hedw).

Si la flore Phanérogamique des causses rappelle celle du midi de la France et de la région méditerranéenne, ce facies, qui tend à disparaître dans la distribution des Mousses, n'est plus représenté que par de rares espèces (*Hypnum circinnatum* Brid., *Barbula membranifolia* Hook., *B. inermis* Br. eur., *Leptodon Smithii* M., *Fabronia pusilla* Radd., *Gymnostomum calcareum* N. et H.).

Tandis que quelques espèces, rares ici, sont habituellement communes dans le midi (*Barbula aloides* Br. eur., *Pottia minutula* Br. eur., *Fissidens décipiens* De N., *Grimmia crinata* Brid.), la flore bryologique des causses lozériens (2) et celle de leurs avens, qui en est le diminutif, se rapprochent de celle du Plateau Central ou mieux du Jura supérieur.

---

(1) Prost, *Liste des Mousses, Hépatiques, Lichens observés dans le département de la Lozère* (Mém. de la Soc. d'Agr. comm. Sc. et Art de Mende, t. II, 1829).

(2) N. Boulay, *Notice sur les travaux bryologiques de Prost dans les environs de Mende* (*Lozère*) (Rev. bryol., 1874).

3° LOT.

Les cavités des causses du Lot, qui ont été le mieux explorées jusqu'à maintenant et qui ont fourni aussi les résultats les plus abondants, ont livré à l'observateur des faits intéressants concernant la bryogéographie. Placées comme les grottes du Tarn dans une contrée appartenant à la région sylvatique, elles sont à une altitude un peu plus faible qui ne dépasse pas en général 350 mètres. On sait que nombreuses sont les Phanérogames mediterranéennes qui ont été trouvées dans les causses du Lot, qui ne sont pas dépourvues d'une certaine analogie avec les garrigues de la région de l'Olivier. Nombreuses sont aussi les Mousses qui se trouvent dans le même cas et, parmi les plus caractéristiques, nous citerons : *Eurhynchium striatulum* Br. eur., *E. circinnatum* Br. eur., *Grimmia orbicularis* Br. eur., *Barbula inermis* Bruch., *Barbula squarrosa* De Not., *Trichostomum crispulum* Br. eur., *Gymnostomum tortile* Schw., etc., qui foisonnent dans les endroits les mieux appropriés du causse de Gramat.

Des types de Muscinées répandus presque uniformément par toute la France, chacun avec une abondance plus ou moins grande, tels que *Hypnum cupressiforme* L., *H. commutatum* Hedw., *H. filicinum* L., *Rhynchostegium rusciforme* Br. eur., *Eurhynchium prælongum* Br. eur., *E. crassinervium* Br. eur., *Brachythecium rutabulum* Br. eur., *B. glareosum* Br. eur., *Camptothecium lutescens* Br. eur., *Neckera complanata* Br. eur., *Fissidens taxifolius* Hedw., *F. bryoides* Hedw., *Lophocolea bidentata* Nees., la plupart peuvent, d'après leurs exigences propres, pénétrer plus ou moins profondément dans les cavernes, les uns plus xérophiles, restant au bord, les autres plus ombrophiles, allant jusqu'au fond. Si on examine la série des Muscinées trouvées dans les cavernes du Lot, série qui se compose actuellement d'une cinquantaine d'espèces bien constatées, on en trouve un nombre assez considérable qui se rattachent sans difficulté à la catégorie des extensions de la région méditerranéenne. Ces espèces sont : *Rhynchostegium tenellum* Br. eur., *Eurhynchium striatulum* Br. eur., *E. circinnatum* Br. eur., *Barbula inermis* Bruch. *B. tortuosa* W. M., *Fissidens decipiens* De N. et *Eucladium verticillatum* Br. eur.

Ces espèces sont généralement bien représentées dans le causse environnant, tout au moins dans les anfractuosités ombragées des rochers, où elles cherchent la fraîcheur nécessaire à leur développement. On ne doit donc pas s'étonner de les retrouver dans les cavernes de la région qui leur présentent une station éminemment favorable sous ce rapport.

D'autre part, on trouve dans ces mêmes grottes, en compagnie des espèces précédentes, les Muscinées les plus caractéristiques et les plus répandues de la région sylvatique et qui apparaissent dès la base de celle-ci. La position géographique des grottes du Lot, les plaçant en réalité dans la région sylvatique, il est naturel que des représentants de la flore de cette région s'y rencontrent en majorité. Les principales espèces sont: *Hypnum molluscum* Hedw., *Amblystegium serpens* Br. eur., *Plagiothecium denticulatum* Br. eur., *Thamnium alopecurum* Br. eur., *Rhynchostegium murale* Br. eur., *Eurhynchium Stokesii* Br. eur., *E. striatum* Br. eur., *Brachythecium rivulare* Br. eur., *Thyidium abietinum* Br. eur., *T. tamariscinum* Br. eur., *Anomodon viticulosus* H et T., *Neckera crispa* Hedw., *Mnium affine*, Schr., *M. stellare* Hedw., *Bryum capillare* L., *Barbula inclinata* Schw., *Gymnostomum tenue* Schr.

Parmi ces espèces, un certain nombre s'élèvent assez haut dans les montagnes, et peuvent même atteindre la base de la région alpine. Mais elles sont dispersées dans la région sylvatique d'une façon continue. Elles sont même toutes fréquentes dans la zone sylvatique inférieure ; mais une attention particulière doit être accordée aux espèces telles que : *Hypnum palustre* L., *Orthothecium intricatum* Br. eur. et *Plagiochila interrupta* Dum. qu'on trouve à Padirac et qui se relient d'une façon spéciale à la zone sylvatique moyenne, restant généralement très rares et comme exceptionnelles dans la zone inférieure. Plus remarquable encore est le *Gymnostomum rupestre* Schw., du même gouffre de Padirac, qui appartient par sa distribution géographique à la région subalpine.

Il en résulte que dans le gouffre de Padirac (Lot) on trouve côte à côte des représentants de la plupart des degrés de l'échelle d'altitude des Muscinées et des espèces méditerranéennes croissent côte à côte avec des espèces de montagnes assez élevées. L'uniformité dans les conditions de chaleur et d'humidité est sans doute une des causes de ces phénomènes.

Il faut noter que l'*Orthothecium intricatum* Br. eur. paraît manquer dans les environs de Padirac et il n'est signalé au plus près que dans les Cévennes, où il est d'ailleurs très rare. Le *Plagiochila interrupta* Dum. manque également dans tout le Plateau Central. Il en est de même du *Gymnostomum rupestre* Schw.

On ne peut donc attribuer à ces Muscinées des cavernes, une origine proxime comme aux autres espèces qui ont des représentants dans les environs. Il faut admettre, dans ce cas, un transport éloigné.

4° Corrèze.

Les cavités calcaires de la Corrèze et celles des terrains granitiques du Cantal présentent une flore bryologique qui est un diminutif de celle des régions environnantes. Cette dernière offre plusieurs points de similitude avec les montagnes élevées d'Ussel dont les sommets atteignent 900 mètres d'altitude (1).

Pour ne citer qu'un exemple, nous mentionnerons le *Brachyodus trichodes* N. et Horn, petite mousse signalée sur les hauts plateaux du Puy-de-Dôme et que nous retrouvons non seulement dans les environs de Tulle, mais encore aux portes de Brives, où elle pénètre dans quelques cavités.

5° Yonne.

Les cavernes de la vallée de la Cure (Yonne), situées, dans la région sylvatique, se sont surtout peuplées d'espèces de cette région la plupart communes (2); la majeure partie de leur population bryologique est donc d'origine proxime. Toutefois on y constate fréquemment et sous des formes intéressantes le *Rhynchostegium tenellum* Br. eur. d'origine méditerranéenne et qui paraît décidément un des habitants le plus assidu des grottes à roches calcaires.

---

(1) E. Rupin, *Catalogue des Mousses, Hépatiques et Lichens de la Corrèze*. Limoges, 1895.

(2) Ravin, *Flore de l'Yonne* (Bull. Soc. des Sc. de l'Yonne, 2e série, 1875, 116 p. et 76 pl.).

On y rencontre également une forme de *Bryum* très curieux, que nous avons rattachée au *B. pallens* Sw., sous le nom de variété *pseudo-capillare*. Si, comme nous le pensons, cette forme dérive réellement du *Bryum pallens* Sw., ce serait une espèce d'origine éloignée, appartenant à la zone sylvatique subalpine.

6° JURA.

La flore des cavernes du Jura des départements du Jura et du Doubs, est constituée par une trentaine d'espèces bien établies, de la zone sylvatique moyenne. Les principales sont : *Hypnum molluscum* Hedw., *Thamnium alopecurum* Br. eur., *Eurhynchium Stokesii* Br. eur., *Anomodon viticulosus* H. et T., *Neckera crispa* Hedw., *Mnium stellare* Hedw., *M. affine* Schw.; etc.

C'est en réalité le reflet de la flore superficielle (1), composée d'espèces calcicoles amies de l'ombre et de l'humidité. Aussi un certain nombre de ces espèces trouvant ces conditions réunies, dans les grottes s'y développent-elles abondamment (*Isothecium rufescens* Huebn., I. *intricatum* N. B., *Hypnum palustre* L., *Gymnostomum curvirostrum* Hedw.).

Un certain nombre de ces espèces existent dans les cavités du midi ; d'autres, qui y font défaut, forment ici le fond de la végétation (*Isothecium myurum* Brid., *Orthothecium rufescens* Br. eur.). Il faut également signaler l'abondance du *Gymnostomum calcareum* Nees., et de *Timmia megapolitana* Hedw. qui d'ordinaire deviennent de plus en plus rares à mesure que l'on s'éloigne du midi, et aussi du *Gymnostomum curvirostrum* Hedw., espèce caractéristique du Jura où elle recherche les eaux chargées de carbonate de calcium ; elle trouve dans les cavernes, notamment celles creusées dans les tufs (Baume-les-Messieurs, Jura) des conditions favorables de développement.

---

(1) N. Boulay, *De la distribution des Mousses dans les Vosges et le Jura* (Bull. Soc. bot. de France, t. XXI, 1874, p. LXXI). — Id., *Flore cryptogamique de l'Est, Muscinées*, Paris, 1872, 1 vol. in-8.

7° Vosges.

Les Muscinées vosgiennes proviennent surtout de la chaîne des Vosges, aussi bien de la partie granitique que de la région gréseuse. Celles du granit ont été récoltées au Honeck dans le Frankenthal Keller vers 1 100 mètres d'altitude, puis aux environs du Rudelin entre 700 et 900 mètres. Quant aux échantillons des grès, ils proviennent des cavités des environs de Vexancourt.

Toutes ces cavernes des Vosges sont peuplées (1) uniquement d'espèces appartenant à la région sylvatique, au voisinage desquelles elles se trouvent (2).

8° Ile Jersey.

Une grotte creusée dans le granit de la falaise de la Corbière, dans l'île de Jersey, nous a fourni deux espèces, les *Eurhynchium myosuroides* Br. eur. et *Fissidens bryoides* Hedw., qui appartiennent toutes deux à la région sylvatique.

9° Pas-de-Calais.

Des excavations peu profondes, mais bien abritées et parfois très obscures qui se trouvent sous les rochers portlandiens de la falaise du cap Gris-Nez (Pas-de-Calais) nous ont permis de recueillir deux espèces appartenant aux extensions de la région méditerranéenne : *Eurhynchium striatulum* Br. eur. et *Rhynchostegium tenellum* Br. eur. qui toutes deux avaient déjà été rencontrées dans la contrée environnante mais très rarement. Elles sont accompagnées de *Eurhynchium prælongum* Br. eur. et *Zygodon rupestris* Lindb. qui appartiennent à la région sylvatique.

---

(1) J. Maheu, *Sur quelques Muscinées cavernicoles des terrains siliceux* (Cong. pour l'avanc. des Sc., Angers, 1903.

(2) N. Boulay, *Flore cryptogamique de l'Est ; Muscinées*, Paris, 1872, 1 vol. in-8°. — *De la distribution géographique des Mousses dans les Vosges et le Jura* (Bull. Soc. Bot. de Fr., t. XVIII, 1871; p. 178).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Cavités du Cap Gris-Nez.

Eurhynchium prælongum Br. eur. **N.** *Rhynchostegium tenellum* Br. eur. **N.** (1).
Zygodon viridissimus Brid. — **Normale.**

Ile Jersey.

Eurhynchium myosuroides Br. eur. **Normale**, *Fissidens.*

Vosges.

GROTTES DU HONECK DANS LE FRANKENTHAL KELLER.

Plagiothecium elegans Br. eur. **D.**
— *elegans* Br. eur. **N.**
Thamnium alopecurum Br. eur. **D.**
— *formes : filescens.* G. Lam. et Mah.
— — *complanata.*
— — *palleur.*
— — *Hecartii.*
Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
— *Stokesii* Br. eur. **D.**
Mnium hornum L. **D.**
— *undulatum* Neck. **D.**

Mnium affine Br. eur. **D.**
Id. **N.**
Mnium punctatum L. **N.**
Webera albicans Schimp. **D.**
Var. cavernarum G. Lam. et Mah.
Fissidens adianthoides Hedw. **N.**
Plagiochila asplenoides Dum. **D.**
Metzgeria furcata Dum. **N.**
Fegatella conica Corda. **N.**
— — Var.
Leptophylla Gen. Lam. et Mah.

GROTTES DU RUDELIN.

Eurhynchium myosuroides Br. eur. **N.**
Plagiothecium elegans B. eur. **D.**
Mnium hornum L. **D.**

Mnium undulatum Neck. **D.**
— — — **N.**
— *punctatum* L. **N.**

GROTTES DE VEXANCOURT.

Plagiothecium elegans Br. eur. **D.**
Fissidens taxifolius Hedw. **N.**

Fissidens adianthoides Hedw. **N.**
Metzgeria conjugata Lindb. **N.**

Jura.

Doubs.

GLACIÈRE DE LA GRÂCE DE DIEU.

Hypnum cupressiforme L. **N.**
Thamnium alopecurum Br. eur. **D.**
Hypnum molluscum Hedw. **D.**
Isothecium myurum Brid. **N.**

Eurhynchium Stokesii Br. eur. **D.**
— *prælongum* Br. eur. **D.**
Orthothecium rufescens Br. eur. **N.**
Neckera crispa Hedw. **D.**

---

(1) La lettre **N.** indique que l'espèce est restée normale, la lettre **D.** que la mousse a subie une déformation due à l'action de milieu.

Neckera complanata Br. eur. **D.**
Timmia megapolitana Hedw. **D.**
Mnium stellare Hdw. **D.**
Fissidens adianthoides Hedw. **D.**
Plagiochila interrupta Dum. **N.**
Madotheca lævigata Dum. **D.**
Marchantia polymorpha L. **N** et **D.**

Grotte du Lison.

Thamnium alopecurum Br. eur. **N.**
Hypnum commutatum Hedw. **N.**
Orthothecium rufescens Br. eur. **D.**
Gymnostomum curvirostrum Hedw. **D.**
Eucladium verticillatum Br. eur. **D.**
Plagiochila interrupta Dum. **N.**
Lophocolea bidentata Nees. **D.**
Aneura pinguis Dum. **N.**

Grotte du Bout du Monde.

Hypnum commutatum Hedw.
Rhynchostegium tenellum Br. eur.

Grotte d'Osselle.

Eurhynchium pumillum Br. eur. **N.**
Amblystegium confervoides Br. eur. **D.**
Mnium affine Schw. **N.**

Grotte de Baume-Archée.

Orthothecium rufescens Br. eur. **D.**
Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
Isothecium myurum Brid. **N.**
Mnium stellare Hedw. **D.**
Fissidens adianthoides Hedw. **N.**
— *taxifolius* Hedw. **D.**
Eucladium verticillatum Br. eur. **N.**

Grotte de Veaux.

Isothecium myurum Brid. **N.**
— *intricatum* N. Boul. **D.**
Thamnium alopecurum Br. eur. **D.**
Hypnum molluscum Hedw. **D.**
Eurhynchium prælongum Br. eur.
Mnium affine Schw. **D.**

Grotte Sarrazine.

Isothecium myurum Brid. **D.**
Rhynchostegium tenellum Br. eur. **N.**
Anomodon viticulosus H. et T. N.
Cinclidotus riparius Br. eur.
Fissidens taxifolius Hedw. **D.**
Gymnostomum curvirostrum Hedw. **D.**
Plagiochila asplenoides Dum. **N.**

Jura.

Grotte d'Ivraye.

Isothecium myurum Brid. **N.**
Neckera complanata Br. eur. **N.**
Neckera crispa Hedw. **N.**
Eucladium verticillatum Br. eur.

Grottes des Tufs a Baume-les-Messieurs.

Orthothecium rufescens Br. eur. **D.**
Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
— *Stokesii* Br. eur. **D.**
Mnium affine Schw. **D.**
Mnium stellare Hedw. **N.**
Fissidens taxifolius Hedw. **N.**
Gymnostomum calcareum Nées.
Eucladium verticillatum Br. eur. **N.**

Environs de Paris.

Carrières de Chatillon (puits Savart, rue de Paris).

Barbula muralis Hedw. **N**.
— *ruralis* Hedw. **N**.
Barbula subulata Hedw. **N**.
Eucladium verticillatum Br. eur. **D**.

Carrières de Montreuil (dites des Beaumonts).

Funaria hygrometrica Hedw. **N**.
Bryum argenteum L. **D**.

Carrières de Romainville.

Funaria hygrometrica Hedw. **N** et **D**.
Eucladium verticillatum Br. eur. **N** et **D**.

Carrières d'Arcueil.

Hypnum cuspidatum L. **N**.
— *cupressiforme* L. **D**.
Barbula subulata Hedw. **N**.
— *muralis* Hedw. **N**.

Fond des puits des carrières abandonnées de Chatillon.

Hypnum cupressiforme L. **D**.
— *rutabulum* L. **N**.
— *sericeum* L. **N**.
Barbula muralis Hedw. **N**.
— *subulata* Hedw. **N**.
— *lævipila* Brid. **N**.

Carrières de craie de Meudon.

Hypnum. sp ! **D**.
Leskea polycarpa Ehrh. N.

Fontainebleau.

Grotte des Brigands (entrée).

Rhynchostegium tenellum Br. eur. **N**.

Anfractuosités du mont Chauvet.

Plagiothecium silvaticum Br. eur. **D**.

Champagne.

Carrières de Wez.

Thamnium alopecurum Br. eur. D.

Yonne.

Grotte de l'Ours (Cure).

Homalothecium sericeum Br. eur.
Grimmia pulvinata Sm.
Encalypta streptocarpa Hedw.
Rhynchostegium tenellum Br. eur. **D**.
— var. *Macilentum* G. L., Mah.
Bryum pallens Sw. **D**.

Grotte du Trilobite.

Anomodon viticulosus H. et T.
Orthotrichum saxatile Brid.
Barbula ruralis Hedw.
Eucladium verticillatum Br. eur. **D.**

Grotte de l'Hyène.

Hypnum velutinum Br. eur. **D.**
Fissidens bryoides Hedw. **D.**
Encalypta streptocarpa Hedw. **D.**

Grotte des Fées.

Hypnum molluscum Hedw.
Encalypta streptocarpa Hedw.
Grimmia apocarpa Hedw.

Gouffre ou perte sous les Fées.

Hypnum purum L.
— *molluscum* Hedw.
— var. *Gracillimum* G. Lam. et Mah.
Eurhynchium striatum Br. eur.
Anomodon viticulosus H. et T. **D.**
— voisin de *Apiculatus* Br. eur. D.
Thyidium abietinum Br. eur.
Madotheca platyphylla Dum.

Grotte de la Roche Percée.

Eurhynchium velutinum, var. *Macilentum* G. Lam. et Mah.
Rhynchostegium tenellum Br. eur.
Var. *Macilentum* G. Lam. et Mah.

Grotte de Nermont.

Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
Eucladium verticillatum Br. eur. **D.**

Grotte de l'Égouttoir.

Hypnum molluscum Hedw. **D.**
— *Schreberi* Willd. **N.**
Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
Hypnum cuspidatum L. **N.**
Orthotrichum affine Schrad. **N.**
Thyidium abietinum Br. eur. **D.**
Eucladium verticillatum Br. eur. **D.**

Grotte des Nomades.

Hypnum purum L. **N.**
Hypnum molluscum Hedw. **D.**
— var. *Gracillimum* G. Lam. et Mah.
Eurynchium prælongum Br. eur. **N.**
Barbula fallax Hedw. **D.**
Eucladium verticillatum Br. eur. **D.**
— var. *latebricola* G. Lam. et Mah.

Grotte des Moulineaux.

Hypnum filicinum L. **D.**
— var. *Tenue* N. Boul.
Thamnium alopecurum Br. eur. **N.**
Thamnium alopecurum Br. eur. **D.**
Rhynchostegium rusciforme Br. eur. **D.**
Eucladium verticillatum Br. eur. **D.**

Ain.

Grotte de la Balme.

Thamnium alopecurum Br. eur. **N.**
Rhynchostegium tenellum Br. eur.

Cuves de Sassenage.

Hypnum cuspidatum L. **N.**
— *lutescens* Huds. **N.**
Eurhynchium prælongum Br. eur. **N.**
— *Teesdalei* Sch. **D.**

Massif du Pelvoux.

Grotte au-dessus de l'Echenda (1 800 m. d'alt.).

Hypnum palustre L.
— *cupressiforme* L.
Rhynchostegium tenellum Br. eur. **N.**
— *depressum* Br. eur. **N.**

Lozère.

Mousses des Avens des Causses : Méjean et Sauveterre.

Avens del Payrol, de Blanquefort, Plo del Biau, Cambos Planos.

Hypnum alopecurum L.
— *crista-castrensis* L. **N.**
— *Rutabulum* L. **D.**
Thamnium alopecurum Br. eur. **D.**
Neckera crispa Hedw. **D.**
— *complanata* Br. eur. **D.**
Gymnostomum curvirostrum Hedw.
Pterogonium gracile Hedw.

Avens du Causse de Sauveterre.

Eurhynchium Stokesii Br. eur. (Aven près le Rozier).
Eurhynchium prælongum Br. eur. (Aven de Gousinhès).
Plagiothecium elegans Br. eur. (Aven de Gousinhès).
Fissidens adianthoides Hedw. (Aven de Gousinhès).
Fissidens taxifolius Hedw. (Avens des Trois-Femmes-Mortes et de Blanquefort).
Fissidens bryoides Hedw. (Aven sans nom, près Blanquefort).

Aven de Costos-Planos.

Thamnium alopecurum Br. eur.
Eurhynchium Stokesii Br. eur.
Encalypta streptocarpa Hedw.
Barbula sp.! **D.**

Aven de Corgnes (prof. 103 m.).

Hypnum Rutabulum L. **D.**
— *cupressiforme* L. D.
Brachythecium populeus Br. eur. **N.**
Mnium undulatum Hedw. **D.**
Fissidens adianthoides Hedw. **D.**
— var. *major.*
— — *forma* **D.**
Neckera crispa Hedw. **D.**

Tarn.

Perte de la rivière du Thoré.

Hypnum cuspidatum L. **D.**
Amblystegium confervoides Br. eur. **N.**
Rhynchostegium murale Br. eur. **N.**
Fontinalis antipyretica L. **N.**
Pellia epiphylla Corda.

Grotte des schistes de Cambounes.

Hypnum cupressiforme L. **D.**
Grimmia apocarpa Hedw. **N.**

Grottes de Caucalières et de Font-Brandesque (près Labruguière).

Hypnum cupressiforme L.
— *confertum* Dicks.
Fontinalis antipyretica L.
Rhynchostegium murale Br. eur.
— *rusciforme* Br. eur.
Orthotrichum sp ! **D**.
Bryum argenteum L. **D**.
— var. *lanatum* Schimp.
Eucladium verticillatum Br. eur. **D**.
Grimmia sp. !
Frullania dilatata Dum. **N**.
Pellia epiphylla Corda **N**.

Grotte de la Fendeille (près Sorrèze).

Hypnum scorpioides L.
Homalia trichomanoides Br. eur.
Orthotrichum affine Schrad.
Grimmia apocarpa Mer.

Grotte du Calel (près Sorrèze).

Hypnum cupressiforme L.
— var. *uncinatum* N. Boul.
— *molluscum* Hedw.
— — var. *condensatum* Sch.
— — var. *squarrosulum* N. Boul.
Anomodon viticulosus Hook.
Orthotrichum affine Schrad.
Barbula muralis Timm.
Grimmia pulvinata Sm.
Frullania tamariscii Dum.
Madotheca platyphylla Dum.
Jungermannia attenuata Lindb.
Lejeunia serpillifolia Lib.

Corrèze.

Grottes des environs de Brives.

Hypnum confervatum Dicks. **D**.
Grotte de Lieura.
Hypnum tenellum Dicks. **D**.
Grotte des Anglais.
Hypnum Teesdalei Smith.
Grotte de Malesmart.
Eurynchium Stokesii Br. eur.
Grottes de Planchetorte et de Bellet.
Hypnum molluscum Hedw. **D**.
Toutes grottes signalées ici.
Hypnum denticulatum L. **D**.
— var. *densum* Sch. **N**.
Grottes de Malecroix.
Hypnum heteropterum R. spr. **N**.
Grottes de Malecroix, de Morel, de Turenne.
Barbula subulata Hedw.
Grotte du Tunnel.
Barbula tortuosa W. et M.
Grottes du Tunnel et des Anglais.
Ceratodon purpureus Brid.
Grotte de Mauriolles.
Campylopus flexuosus Brid.
Grottes de Dastres.
Campylopus fragilis Br. eur.
Grotte du tunnel de Galop.
Fissidens crassipes Wils. **D**.
Grotte de Cambo-Negro.
Weisia viridula Brid.
Grotte Liarac.
Weisia fugax Hedw.
Grotte de Bellet.

Tetraphis pellucida Hedw. — Grottes de Marajou.

Cantal.

Grottes des environs d'Aurillac (grotte du Pendu).

Hypnum Stokesii Turn.
Bryum turbinatum Schw.
— var. *imbricatum*.
Bryum crudum Schr.
Barbula subulata Hedw.
Leskea sericea Hedw.

Lot.

Gouffre de Padirac (103 m. prof.).

Hypnum cupressiforme L. **N**.
— var. entre *lacunosum* Brid.. et *imbricatum* N. Boul. **D**.
Hypnum cupressiforme L.
— var. entre *tectorum* Schimp. et *Ericetorum* Schimp.
Hypnum molluscum Hedw. **D**.
— *triquetrum* L.
— *Lutescens* Hedw.
— *palustre* L. **D**.
— *commutatum* Hedw. **D**.
— *filicinum* L. **D**.
— — var. *crassinervium* Rew.
Pterogynandrum filiforme Hedw. **D**.
Thamnium alopecurum Br. eur. **D**.
— forme *Gracile* Gen. Lam. et Mah.
Rhynchostegium tenellum Br. eur. **D**.
— *rusciforme* Br. eur. **D**.
— *murale* Br. eur. **D**.
Brachythecium rivulare Br. eur. **N**.
— *rutabulum* Br. eur.
Camptothecium lutescens Br. eur. **N**.
Amblystegium leptophyllum Schimp.
Thyidium tamariscinum Br. eur. **D**.
Eurhynchium prælongum Br. eur. **D**.
— — var. *atrovirens* Sch.
Eurhynchium Stokesii Br. eur. **N**.
Seule cavité où cette espèce ne se rencontre pas déformée.
Eurynchium crassinervium Br. eur. **N**.
— *Teesdalei* Schimp. **N**.
— *circinnatum* Br. eur. **D**.
— *striatum* Br. eur. **D**.
— *striatulum* Br. eur. **D**.
Anomodon viticulosus H. et T.
Mnium affine Schw. **N**.
Mnium stellare Hedw. **D**.
Bryum capillare L.
Webera prolifera **D**.
Barbula tortuosa W. et M. **D**.
— *inclinata* Schw. **D**.
— *inermis* Bruch. **N**.
— *fragilifolia* W. et M. **D**.
Fissidens decipiens de Not. **D**.
— *taxifolius* Hedw. **D**.
— *adianthoides* Hedw. **D**.
— — var. *major*.
— *pusillus* Wils. **D**.
Rhacomitrium heterostichum Brid. **D**.
Gymnostomum rupestre Schw. **D**.
— — var. *tenue* Schr.
Orthotrichum intricatum Br. eur.
Hedwigia ciliata Ehrh. **D**.
Eucladium verticillatum Br. eur.
Gyroweisia tenuis Br. eur. **D**.

Hépatiques.

Mesophylla nigrella N. Boul.
— *stillicidiorum* N. Boul.
Aplozia riparia Dum.
Lophocolea bidentata Nees.
Madotheca platyphylla Dum.
Lejeunia calcarea Lib.
Pellia epiphylla Corda.
— *calycina* Nees.
Fegatella conica Corda **D**.
— — var. *leptophylla* Mah.

Gouffre de Réveillon.

Hypnum filicinum L. **D**.
— — var. *crassinervium* Br. eur.
Rhynchostegium rusciforme Br. eur.
— — var. *laminatum* N. Boul.
— *tenellum* Br. eur. **D**.
— *depressum* Br. eur. **N**.
Amblystegium serpens Br. eur.
Thamnium alopecurum Br. eur.
— f. *filescens* Gen. Lam. et Mah.
Eurhynchium prælongum Br. eur.
— var. *atrovirens* Schimp.
Mesophylla nigrella N. Boul.
— *stillicidiorum* N. Boul.
Eurhynchium prælongum Br. eur.
— *filiforme* Gen. Lam. et Mah.
Eurhynchium striatum Br. eur.
— *circinnatum* Br. eur. **D**.
Anomodon viticulosus H. T. **D**.
Mnium affine Schw. **D**.
— *stellare* Hedw. **D**.
Eucladium verticillatum Br. eur. **D**.
Gyroweisia tenuis Br. eur. **N**.
Madotheca platyphylla Dum.
Pellia epiphylla Corda.
Fegatella conica Corda **D**.

Gouffre du Saut de la Pucelle.

Rhynchostegium rusciforme Br. eur.
— var. *vulgare* N. Boul.
Amblystegium wallis-clausæ Brid. **D.**
— var. *atrovirens* Brid.
Brachytecium glareosum Br. eur. **N.**
Thamnium alopecurum Br. eur. **D.**
Eurhynchium striatum Br. eur.
Neckera crispa Hedw. **D.**
Mnium stellare Hedw. **D.**
Fissidens taxifolius Hedw. **D.**
Eucladium verticillatum Br. eur. **D.**
Mesophylla nigrella N. Boul.
Lophocolea bidentata Nees.
Fegatella conica Corda **D.**

Grottes de Picarel.

Rhynchostegium rusciforme Br. eur.
— *tenellum* Br. eur. **D.**
Thamnium alopecurum Br. eur. **D.**
— — var. *pseudo-rusciforme* G. Lam. et Mah.
Eurhynchium crassinervium Br. eur. **D.**
— *Teesdalei* Schimp. **D.**
— *circinnatum* Br. eur. **D.**
Eurhynchium prælongum Br. eur.
Anomodon viticulosus H. et T.
Neckera complanata Br. eur.
Fissidens decipiens de Not.
— *bryoides* Hedw.
Eucladium verticillatum Br. eur.
Lejeunia calcarea Lib. **D.**

Hérault.

Grotte de la Madeleine (près Frontignan).

Hypnum scorpioides L.
— *cupressiforme* L. **D.**
Homalia trichomanoides Br. eur.
Brachythecium velutinum Br. eur.
Pterogynandrum filiforme Hedw.
Leptodon Smithii Mohr. **D.**
— *filescens* Ren. **N.**
Isothecium striatum Spr.
Isothecium striatum var. *saxicola* Br. eur.
Eurhynchium striatulum Br. eur. **D.**
— *circinnatum* Br. eur. **D.**
Bryum capillare L.
Rhacomitrium heterostichum Brid.
Orthotrichum saxatile Brid. **N.**
Grimmia pulvinata Sm.

Charente.

Grotte de Larochefoucauld.

Hypnum cuspidatum L. **N.**
Brachythecium rivulare Br. eur. **N.**
Eurynchium prælongum Br. eur. **D.**

Italie.

Province de Bologne (Gypses).

Aven des Boeufs (buco dei buoi). Profond., 54 mètres.

Hypnum molluscum Hedw. **D.**
Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
— *Stokesii* Br. eur. **D.**
— *confervoides* Brid.
— *tenellum* Br. eur. **D.**
— — var. *macilentum* Gen. Lam. et Mah.
Anomodon viticulosus H. et T. **D.**
Mnium affine Schw. **D.**
— *undulatum* Neck.
Fissidens adianthoides Hedw. **D.**
Encalypta streptocarpa Hedw. **D.**
Marchantia polymorpha. L
Fegatella conica Corda **D.**

Buco della Acqua Fredda.

Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
— *Stokesii* Br. eur. **D.**
Eurhynchium tenellum Br. eur.
— — var. *macilentum* G. Lam. et Mah.
Eurhynchium pumillum Sch.
Webera albicans Sch.
Jungermania sp.! **D.**

La Croara.

Hypnum murale Hedw.
— *chrysophyllum* Brid.
Barbula revoluta Schw.
Leskea polycarpa Ehrh.

Avens de Gaibola.

Hypnum murale Hedw.
— *chrysophyllum* Brid.
— *cupressiforme* L.
— *molluscum* Hedw.
Leskea polycarpa Ehrh.
Anomodon viticulosus H. et T.
Mnium cuspidatum Hedw.
Barbula revoluta Webs.
Fissidens bryoides Hedw.

Région du Vicentin (Colli Berici).

Cogolo della Mura.

Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
— — var. *macilentum* Gen. Lam. et Mah.
Mnium affine Schw.
Anomodon viticulosus H. et T.
Grimmia commutata Hübn.
Marchantia polymorpha L. **D.**
Jungermania riparia. Tayl.

Cogolo della Guerra.

Hypnum serpens L.
— *molluscum* Hedw.
Thamnium alopecurum Br. eur.
Eurhynchium striatulum Br. eur.
— *prælongum* Br. eur.
— *tenellum* Br. eur.
Webera albicans Schp.
Anomodon viticulosus H. et T.
Jungermania riparia. Tayl.
Plagiochila interrupta Dum.
Marchantia polymorpha L.

Grottes de Castagnero.

Eurhynchium murale Hedw. **D.**
Barbula muralis Hedw.
Eucladium verticillatum Br. eur.
Marchantia polymorpha L. **D.**
Plagiochila interrupta Dum. **D.**

Grottes de Trenes et cogolo Delle Tette.

Fissidens taxifolius Hedw. **D.**
Eucladium verticillatum Br. eur.
Marchantia polymorpha L.
Plagiochila interrupta Dum.

§ 2. — Étude des déformations observées chez les Muscinées souterraines.

Dans le paragraphe précédent nous avons vu que les nombreux échantillons des gouffres appartiennent non seulement aux mêmes genres, mais aux mêmes espèces.

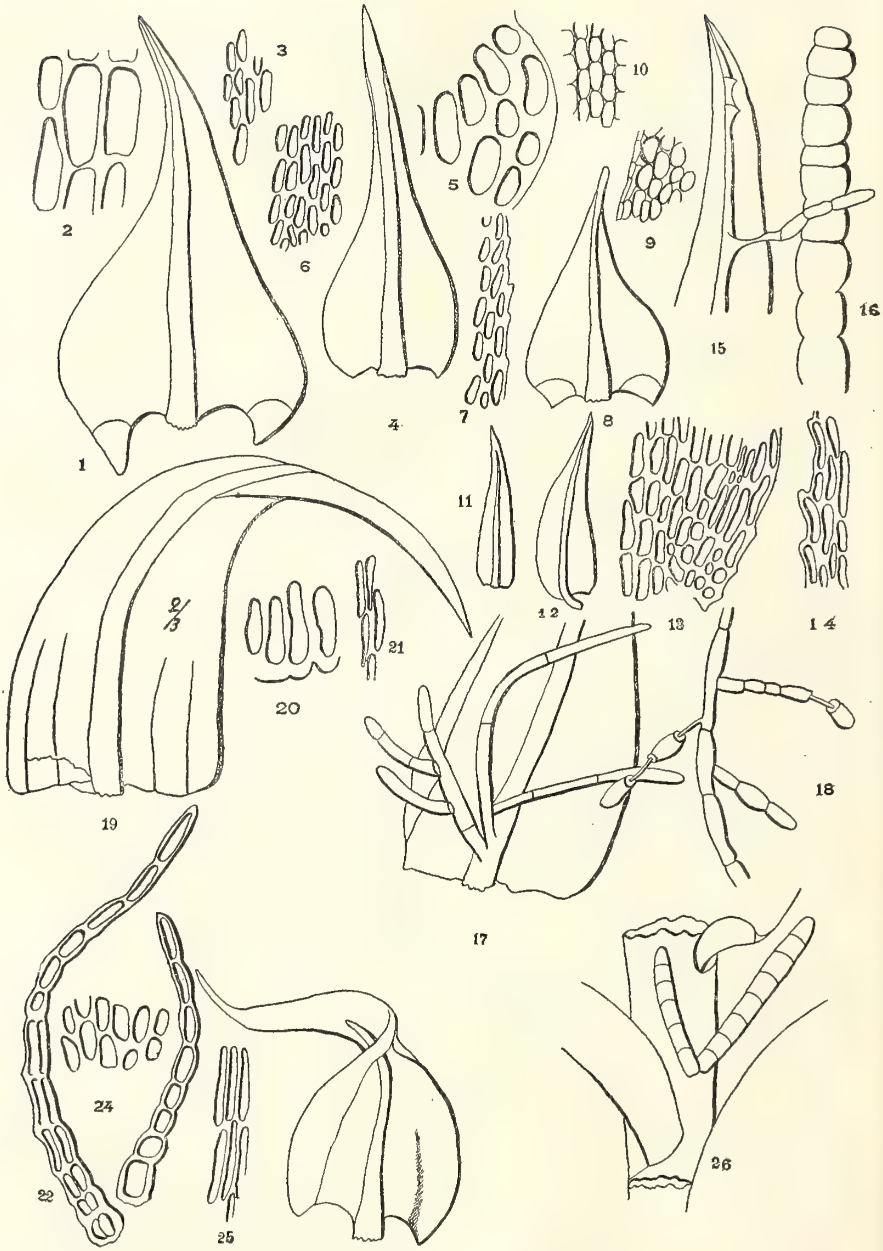

2
3
6
5
10
9
16
15
1
4
7
8
11
12
13
14
2/3
19
20
21
18
17
24
22
25
23
26

Fig. XI.

1, Feuille caulinaire de *Hypnum filicinum* L. type; 2, cellules des oreillettes ; 3, cellules du limbe ; 4, feuille caulinaire de *Hypnum filicinum* L. des cavernes, rapprochant de la variété *crassinervium* Ren. ; 5, cellules des oreillettes ; 6, cellules du limbe ; 7, cellules et dents du bord de la feuille ; 8, feuille caulinaire de *H. filicinum* L des

Certains furent récoltés exceptionnellement (*Hypnum scorpioides* L., *H. Teesdalei* Sm., *Brachythecium populeum* Br. eur., *Tetraphis pellucida* Hedw.)... d'autres ne se développent qu'à l'entrée des cavités où ils peuvent demeurer complètement normaux (*Hypnum triquetrum* L., *H. splendens* Hedw., *H. Schreberi* Willd., *Pogonatum aloides* P. B., *Bryum crudum* Schr., *Orthotrichum affine* Schrab., *Ceratodon purpureus* Brid., *Zygodon viridissimus* Brid.), ou ne subir que de légères variations (*Hypnum cuspidatum* L., *Eurhynchium myosuroides* Sch.).

Parmi les espèces qui pénètrent plus ou moins profondément : les unes, surtout les espèces aquatiques, ne se développent plus dès que cessent les rayons solaires (*Amblystegium Vallis-clausæ* Brid., *Fontinalis antipyretica* L., *Eurhynchium pumilum* Br. eur.), d'autres gagnent le fond des abîmes, où beaucoup éprouvent de nombreux changements dus aux conditions particulières de milieu (*Hypnum filicinum* L., *Eurhynchium crassinervium* Br. eur., *E. circinnatum* Br. eur., *E. myosuroides* Br. eur., *Anomodon viticulosus* H. et T., *Rhacomitrium heterostichum* Brid., *Barbula fallax* Hedw., B. sp !, *Fissidens adiantoides* Hedw., *F. taxifolius* Hedw., *F. crassipes* Wils., *F. pusillus* Wils., *Eucladium verticillatum* Br. eur., etc.), tandis que d'autres en petit nombre ne varient pas (*Amblystegium serpens* Br. eur., *Brachythecium rivulare* Br. eur., *Orthothecium intricatum* Br. eur., *Heterocladium heteropterum* Br. eur., *Leptodon Smithii* M., *Grimmia apocarpa* Hedw., *G. pulvinata* Sm., *Campylopus flexuosus* Brid., *C. fragilis* Br. eur., *Fissidens bryoides* Hedw.).

Dans les cavités peu éclairées et relativement sèches les individus sont isolés et maigres (*Encalypta streptocarpa* Hedw., *Orthotrichum saxatile* Brid., *O. affine* Schrad.), formant parfois

---

gouffres profonds ; 9, cellules des oreillettes ; 10, cellules du limbe ; 11 et 12, feuille de l'*Amblystegium leptophyllum* Schimp ; 13, base de la feuille du même ; 14, dents du même ; 15, sommet de la feuille du même montrant les premiers états des filaments protonémiques ; 16, filaments propogulés de l'*A. leptophyllum* Schimp, fortement grossis ; 17, base de la feuille du même, montrant un protonéma assez avancé ; 18, rhizoïde protonémique d'*A. leptophyllum* ; 26, portion de tige de *A. leptophyllum*, montrant deux propagules en place ; 19, feuille caulinaire de *Hypnum commutatum* Hedw., normal (échelle un tiers plus petite que la figure 23 ; 20, cellules des oreillettes ; 21, cellules du limbe ; 22, paraphylles du même ; 23, feuille caulinaire d'un échantillon des cavernes de *H. commutatum* Hedw. ; 24, cellules des oreillettes ; 25, cellules du limbe ; 26, filaments protonémiques des tiges.

des groupes d'échantillons rabougris (*E. striatum* Br. eur., *E. circinnatum* Br. eur.). Les touffes lorsqu'elles sont encore un peu éclairées sont moyennement développées, d'un vert tendre et non brunâtre (*Eurhynchium circinnatum* Br. eur.) ; si la lumière diminue elles deviennent déprimées, peu fournies et présentent une base incrustée de calcaire (*Hypnum filicinum* L.). Les gazons volumineux sont peu compacts, vert tendre à la surface, ils sont bruns et décolorés à la base (*Barbula tortuosa* W. et M., *Bryum pallens* Sw., *B. capillare* L.).

Un grand nombre d'espèces qui vivent habituellement en groupes, sont en tiges isolées et pendantes (*Neckera complanata* B. eur., *N. crispa* Hedw.).

Les individus, groupés ou isolés, sont toujours de consistance molle, et plus appliqués sur le sol (*Mnium undulatum* Neck., *M. affine* Schw., *M. hornum* L., *M. stellare* Hedw.). Ils sont le plus souvent d'un vert gai, deviennent vert pâle (*Eurhynchium crassinervium* Br. eur.), et même brun noirâtre (*Amblystegium Vallis-clausæ* Brid., *Plagiothecium silvaticum* Br. eur.). La couleur d'un vert pâle et tendre est due à la station mieux éclairée et plus humide que celle où se développe ordinairement la plante, et où elle prend des teintes jaunâtres (*Hypnum molluscum* Hedw., *Rhynchostegium tenellum* Br. eur., *Thamnium alopecurum* Br. eur.).

Toutes les espèces sujettes à déformations se rencontrent sous des formes variées, se rattachant les unes aux autres pour arriver au type normal (*Thamnium*, *Eurhynchium*, *Hypnum*, etc.). Ces différents états morphologiques montrent parfois les termes de passage entre les différentes variétés des formes terrestres établies par les Bryologues (Exemples : variétés de *Hypnum cupressiforme* L.).

Il se produit chez les espèces cavernicoles deux sortes de variations. Les unes générales, communes à la plupart des espèces rencontrées. C'est ainsi que *Hypnum molluscum* Hedw., *H. commutatum* Hedw., *H. filicinum* L., peuvent arriver à se ressembler tellement qu'il est presque impossible de les distinguer à l'œil nu. Ces variations sont donc identiques pour les espèces étudiées, ainsi *Eurhynchium prælongum* Br. eur., *E. Stokesii* Br. eur., *Brachytecium velutinum* Br. eur., *Rhynchostegium tenellum* Br. eur., etc., subissent des déformations parallèles qui seraient méconnaissables si l'on n'avait sous les yeux toute la série des intermédiaires. Mais tandis que chez *Thamnium alopecurum* Br. eur., on a affaire à un type unique qui se modifie, dans d'autres espèces (*Amblystegium serpens* Br. eur., *Eurhynchium prælongum* Br. eur.) il y a trois formes principales qui varient à peu près dans le même sens.

Ce sont ces formes que nous avons parfois été obligés de déterminer, mais il ne faut pas oublier que ces déterminations ne sont justifiées que pour des individus vivants en milieux cavernicoles, et ne constituent que des variétés de milieux. Mais à côté de ces dernières, à peu près fixes, il existe des déformations, variant pour les mêmes espèces et qui constitueraient autant de types que d'échantillons récoltés.

Les déformations portant sur les différents organes peuvent se résumer de la façon suivante :

Tige. — Dans la plupart des espèces la tige est exagérément étirée (*Neckera crispa* Hedw., *N. complanata* Br. eur.) et dans les espèces gazonnantes, celles des bords sont plus allongées (*Gymnostomum tenue* Schrad., *Plagiothecium elegans* Schr., *P. silvaticum* Br. eur.).

Les tiges principales peuvent dans la plupart des cas présenter une gracilité extrême (*Hypnum molluscum* Hedw. (*Webera albicans* Sch.). Les tiges principales peuvent être longues et rampantes ou radicantes et émettre des rameaux courts, simples, espacés et ramifiés comme dans le type. (*Eurhynchium prælongum* Br. eur., *E. circinnatum* Br. eur., *Thamnium alopecurum* Br. eur., *Rhynchostegium tenellum* Br. eur.) qui peuvent s'effiler et s'enraciner à leur extrémité (*Eurhynchium crassinervium* Br. eur., *Thamnium alopecurum* Br. eur.).

Dans les espèces qui ont de longs stolons traçants, portant çà et là de nombreux rameaux, on remarque une diminution du nombre des tiges verticales et leur espacement sur le rhizome ; de là la gracilité des touffes (*Thamnium alopecurum* Br. eur.). D'ailleurs le rhizome est toujours plus grêle et dans certaines espèces la forte tige qui s'en élève dans le

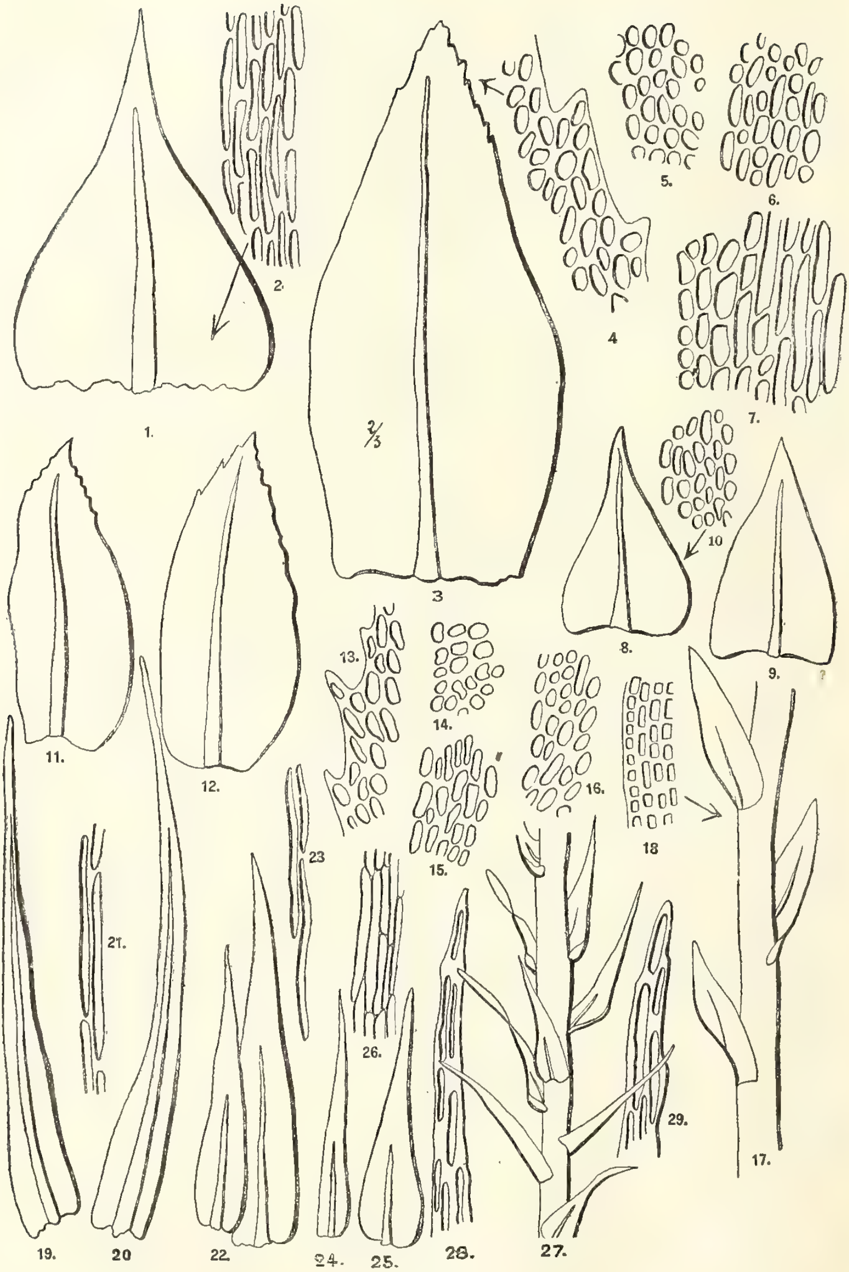

1.
2
2/3
3
4
5.
6.
7.
8.
9.
10
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18
19.
20
21.
22.
23
24.
25.
26.
27.
28.
29.

Fig. XII.

1, Feuille caulinaire de *Thamniun alopecurum* Br. eur. normal (échelle réduite d un tiers); 2, cellules du limbe de la feuille; 3, feuille raméale de *Thamnium alopecurum* Br. eur. normal (échelle réduite d'un tiers); 4, cellules du bord du sommet; 5, cellules plus éloignées du bord, vers le sommet; 6, cellules vers la mi-hauteur type, manque ici complètement (*Thamnium alopecurum* Br. eur.) et les rameaux émis sont le plus souvent courts et non ramifiés. Certaines espèces sont dépourvues de leurs rameaux noduleux caractéristiques (*Rhachomitrium*).

En général les tiges primaires sont grêles et portent des rameaux courts, ramifiés irrégulièrement, parfois régulièrement pennés, presque dès la base. Ces ramifications sont écartées les unes des autres, ce qui correspond à un allongement plus grand de la tige (*Hypnum filicinum* L.). Dans l'*Hypnum Stokesii* Br. eur., les rameaux complètement bipennés montrent ainsi un caractère exagéré de ce que l'on rencontre parfois normalement dans le type.

Lorsque les échantillons avoisinent une cascade les ramifications supérieures s'allongent et se redressent, ce qui donne à l'ensemble un port fastigié (*Hypnum filicinum* L.).

Dans les cavernes, là où l'éclairement tend à devenir unilatéral, la disposition des rameaux dans un seul plan s'exagère et ce plan est perpendiculaire à la direction de la lumière incidente. L'ensemble des tiges a dans ce cas une orientation unique.

Les tiges sont souvent rougeâtres à la base (*Mnium stellare* Hedw.) ou noirâtres (*Neckera crispa* Hedw.). Dans *Webera albicans* les tiges sont vertes au sommet, roses au milieu et rouges seulement à la base.

Enfin la tige de certaines espèces (*Hypnum commutatum* Hedw.) est recouverte par des rhizoïdes et présente des paraphylles beaucoup moins nombreuses et plus étroites (fig. XI-22).

Feuilles. — Les feuilles sont en général moins nombreuses que dans le type (*Hypnum crista-castrensis* L.), et sont toujours très espacées et inégalement réparties (*Eurhynchium Stokesii*

---

de la feuille; 7, cellules du bord de la base; 8 et 9, feuilles caulinaires du *Th. alopecurum* Br. eur. *des gouffres*; 10, cellules du limbe comparables à la figure 2; 11 et 12, feuilles raméales de la même variété; 13, cellules du bord du sommet; 14, cellules plus éloignées du bord vers le sommet; 15 et 16, cellules vers la mi-hauteur de la feuille; 17, portion d'un rameau effilé portant quelques feuilles; 18, cellules du bord inférieur de la feuille; 19 et 20, feuilles de *Rhynchostegium tenellum* Br. eur. normal; 21, cellules du limbe de la feuille; 22, feuilles du *R. tenellum* des cavernes; 23, cellules du limbe de la feuille; 24 et 25, feuilles du *R. tenellum*, passant à la var. *macilentum;* 24 provient de l'aven le plus profond; 26, cellules du limbe de la feuille; 27, rameau grêle de la même espèce; 28, sommet d'une feuille normale; 29, sommet d'une feuille d'un individu des cavernes.

Br. eur., *Brachythecium velutinum* Br. eur., *Anomodon viticulosus* H. et T., *Mnium affine* Schw., *M. hornum* L., *M. stellare* Hedw.). C'est surtout dans les rameaux démesurément allongés des bords des touffes que les feuilles deviennent plus allongées et plus distantes (*Rhynchostegium tenellum* Br. eur., fig. XII, 21 à 29).

Ces feuilles peuvent être disposées normalement ou anormalement sur 2 rangs. La disposition aplatie des feuilles se rencontre dans *Rhynchostegium rusciforme* Br. eur., ce qui fait de ces échantillons la variété *Laminatum* de N. Boulay, si rarement trouvée.

Dans les espèces où, à l'état normal, les feuilles sont disposées régulièrement tout autour de la tige formant un ensemble cylindrique, les feuilles de ces tiges dendroïdes s'orientent à peu près comme chez les *Plagiothecium*, les *Neckera*, les *Homalia*. Cette tendance est surtout exagérée dans les grandes feuilles des tiges dressées où naissent les rameaux moins accentués ou nuls.

Les feuilles dans certains cas peuvent rester sensiblement normales (*Eurhynchium prælongum* Br. eur. Fig. XII), tandis que dans le plus grand nombre des espèces, elles deviennent plus étroites (*Rhynchostegium tenellum* Br. eur., *Eurhynchium prælongum* Br. eur., *Rhynchostegium depressum* Br. eur., *Eurhynchium circinnatum* Br. eur., *Hypnum filicinum* L., *Rhynchostegium tenellum* Br. eur. Fig. XII, comparer 19 et 20 à 22).

La taille des feuilles, le long des rameaux, ne va pas en diminuant graduellement de la base au sommet comme cela a lieu dans les espèces normales, mais il y a des séries alternatives de grandes et petites feuilles, de sorte que la taille, le long d'un même rameau, passe successivement par un certain nombre de maxima et de minima alternatifs, et ceci à des intervalles irréguliers. Ces alternatives nous ont paru en rapport avec des variations dans la nutrition des rameaux, variations qui se trouvent sous la dépendance de l'enracinement plus ou moins profond mais toujours capricieux des rhizoïdes produits au contact des parois humides.

Parfois il existe un mélange de feuilles normales et de feuilles plus petites (*Mnium affine* Schw.). Ces dernières, de légèrement rondes qu'elles étaient, deviennent plus orbiculaires (fig. XIV, 29) et la portion basilaire peut être rétrécie, manquer complètement (*Mnium affine* Schw., *M. stellare* Hedw.) ou cesser d'être décurrente (*Mnium stellare* Hedw.).

Un grand nombre d'espèces ont leurs feuilles dimorphes. Les caulinaires étant par exemple plus larges, plus triangulaires, les raméales plus étroites et plus ovales (*Thamnium alopecurum* Br. eur., fig. XII, 1 et 3). Dans certaines formes les différences entre les feuilles caulinaires et raméales sont moins accentuées (*Eurhynchium prælongum* Br. eur., fig. XIII, 13 et 14 ; comparer à I), mais elles sont toujours plus petites que dans le type.

De deux échantillons cavernicoles, celui qui présente les feuilles les plus réduites provient de l'aven le plus profond (fig. XII, comparer 24 à 25).

Dans quelques espèces (*Hypnum filicinum* L.), les feuilles caulinaires sont plus larges et moins longues que dans le type et de forme bien différente (fig. XI, 1 à 8), tandis que les raméales sont très allongées et se rapprochent davantage du type (fig. XI, 1 à 4).

Malgré leur taille très réduite, les feuilles s'essaient, dans la mesure de leurs moyens, à reproduire les principaux caractères du type. Mais le plus souvent les formes normales sont méconnaissables: les feuilles pouvant subir les variations résumées ci-dessous.

L'allongement du limbe devenu aigu (*Amblystegium leptophyllum* Schimp., fig. XI, 11 et 12) peut s'exagérer encore et les folioles devenir filiformes (*Eurhynchium Stokesii* Br. eur., *Brachythecium rutabulum* Br. eur., *Brachytecium velutinum* Br. eur., *Webera albicans* Sch.).

Certaines normalement falciformes se redressent (*Hypnum molluscum* Hedw., *H. cupressiforme* L.), tandis que d'autres au contraire se recoubent fortement (*Gymnostomum rupestre* Schw., fig. XV, 30 type, 31 caverne). Une espèce au lieu de feuilles droites montre ces organes spatulés (*Bryum pallens* Sw.), tandis que d'autres présentent simplement des feuilles légèrement décurrentes et rétrécies à la base (*Bryum capilare* L.).

L'*Anomodon viticulosus* H. et T. des cavernes a des feuilles à

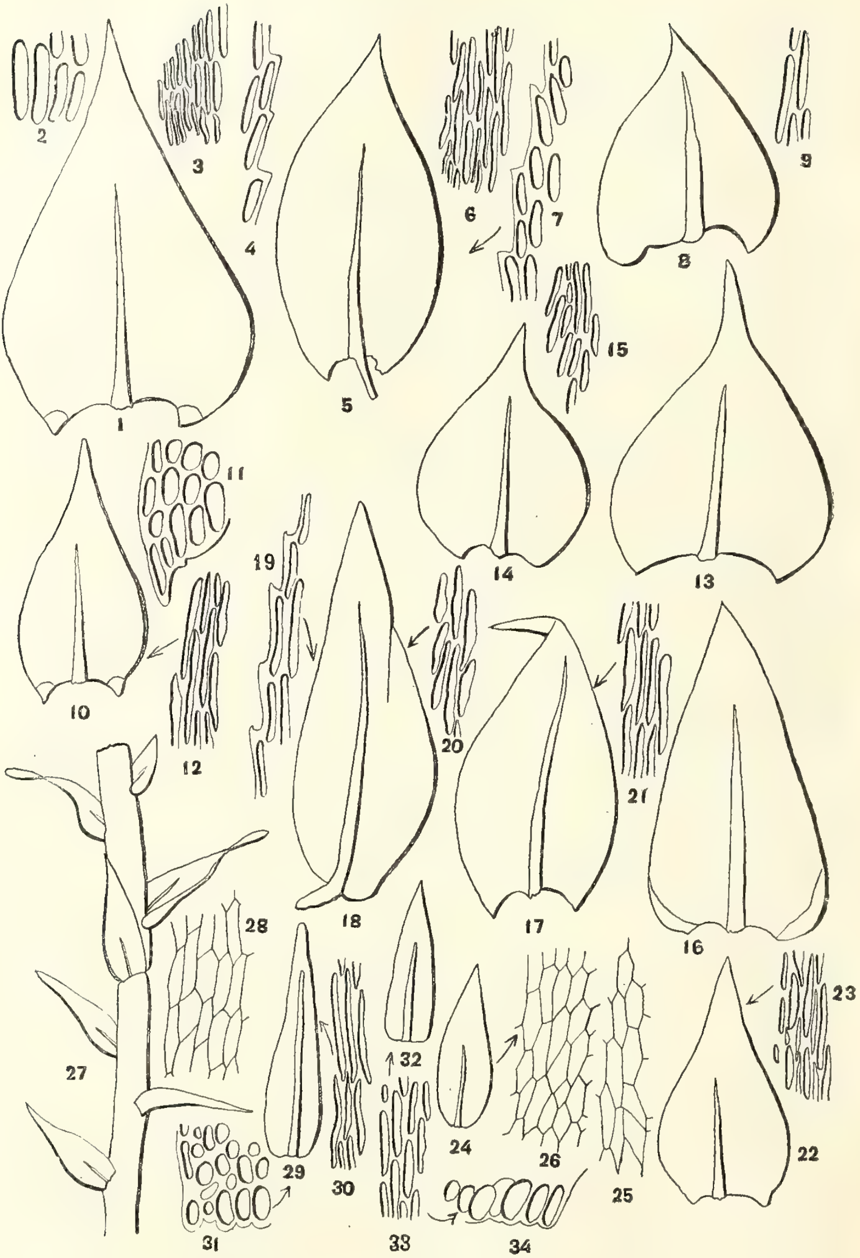

2
3
4
6
7
9
8
1
5
15
11
19
14
13
10
12
20
21
18
17
16
28
27
32
23
29
30
24
26
22
25
31
33
34

Fig · XIII.

1, Feuille caulinaire d'*Eurhynchium prælongum* Br. eur. type ; 2, cellules de la base de la feuille ; 3, cellules du milieu de la feuille ; 4, dents de cette même feuille ; 5, feuille raméale de l'*E. prælongum* type; 6, cellules du milieu de la feuille ; 7, dents de la même feuille ; 8, feuilles caulinaires de la même espèce du gouffre de Padirac ; 9, cellules du limbe de la feuille ; 10, feuille caulinaire d'un échantillon bords parallèles brusquement rétrécies en leur milieu, à sommet obtus ou presque arrondi, rarement un peu aigu (fig. XIV, 14 et 15) ce qui rapproche cette forme de l'*Anomodon apiculatus* Br. eur. d'Allemagne. Récoltées plus profondément et à l'obscurité presque totale, ces feuilles sont longuement effilées et dépourvues de poils.

Par suite de l'irrégularité dans l'éclairement, un certain nombre d'espèces ont leurs feuilles asymétriques (*Thamnium alopecurum* Br. eur., *Rhynchostegium rusciforme* Br. eur.), de plus leur limbe est le plus souvent dénué de rides. Ainsi dans les *Neckera*, les feuilles deviennent de plus en plus planes, et même complètement régulières à mesure que l'on pénètre plus profondément. Cependant exceptionnellement certaines formes peuvent devenir plus crépues que dans les échantillons récoltés à la surface. (*Eucladium verticillatum* Br. eur., fig. XV, 20 à 27), *Barbula tortuosa* W. et M., *B. inclinata* Schw.

NERVURE DE LA FEUILLE. — Les nervures des folioles sont le plus souvent très courtes et généralement très larges ; parfois même, dans le plus grand nombre des espèces, elles disparaissent complètement. Ce n'est qu'exceptionnellement qu'elles subsistent dans toute leur intégrité (*Eurhynchium circinnatum* Br. eur.).

La nervure peut donc être très réduite (*Eurhynchium prælongum* Br. eur., *Hypnum cupressiforme* L.), ou n'atteindre que la moitié du limbe, et dans ce cas présenter trois ou quatre bifurcations, ou encore s'arrêter aux deux tiers de la feuille (*Eurhynchium Stokesii* Br. eur.).

Elle peut cesser en dehors de l'acumen (*Mnium*) ou pénétrer dans cette zone comme dans *Rhynchostegium tenellum* Br. eur.,

---

des cavernes se rapprochant du type ; 11, cellules de la base de la feuille ; 12, cellules du milieu de la feuille ; 13, feuilles caulinaires de la var. *atrovireus* Schimp. normale ; 14, feuille raméale du même ; 15, cellules du limbe d'une feuille raméale ; 16, feuille caulinaire de l'*E. prælongum* Br. eur., var. *abreviatum* Br. eur. ; 17, feuille caulinaire de l'*E. prælongum*, récolté profondément ; 18, feuille raméale du même ; 19, dents de la feuille précédente ; 20, cellules du limbe de la figure 18 ; 21, cellules du limbe de la figure 17 ; 22, feuille caulinaire de l'*E. prælongum* très allongé ; 23, cellules du limbe ; 24, feuille des rameaux filiformes ; 25, dents de la même feuille ; 26, cellules du milieu du limbe ; 27, portion du rameau filiforme ; 28, dents un peu plus accentuées qu'à la figure 25 ; 29, feuille de l'*Eurhynchium Teesdalei* Sch., passant à l'*E. curvisetum* Schimp. ; 30, cellules du limbe ; 31, cellules de la base de la feuille ; 32, feuille de l'*E. Teesdalei* Sch. type ; 33, cellules du limbe ; 34, cellules de la base de la feuille.

ce qui établit un rapprochement de cette espèce avec la variété *méridionale* de N. Boulay.

Dans certaines espèces une seule nervure subsiste : sur les deux existant dans le type (*Neckera crispa* Hedw.). Enfin la nervure peut disparaître dans la région sous-apicale, pour ne reprendre que dans l'apicule formé de cellules longues (*Mnium affine* Schw.).

La nervure est le plus souvent transparente et non opaque et les cellules supérieures de la nervure qui, dans le type, ont une tendance à se soulever pour former des dents, n'éprouvent pas ici cette transformation, si bien que la nervure devient lisse (*Hypnum Stokesii* Br. eur., *Thamnium alopecurum* Br. eur.).

Apicule et acumen. — En général l'acumen est brusquement rétréci, mais par contre beaucoup plus allongé (*Eurhynchium crassinervium* Br. eur.). Le mucron peut même être très étiré (*Fissidens bryoides* Hedw.). Dans certaines espèces récoltées le plus souvent à l'obscurité partielle dans des cavités peu humides, l'acumen large et court est souvent peu marqué (*Neckera crispa* Hedw., *N. complanata* Hedw.). Dans certain cas l'apicule ne présente que 3 ou 4 cellules au lieu de 9 à 12 comme dans le type (*Mnium affine* Schw., fig. XIV, 25).

Poils terminaux des feuilles. — Les espèces dont les feuilles sont munies d'un poil terminal montrent en général une grande réduction de cet organe (*Anomodon*, *Grimmia apocarpa* Hedw., *Rhacomitrium heterostichum* Brid). Dans *Bryum pallens* Sw. var. *pseudo-capillare* Gén. Lam. et Mah., le poil est au contraire exagérément développé.

On trouve dans *Hedwigia albicans* Lindb. des types aux feuilles terminées par une portion incolore bien développée et la variété *viridis* de Schimper chez laquelle cette portion décolorée est beaucoup plus réduite et presque absente. Cette dernière variété correspond également à une station ombragée comme le *Rhacomitrium heterostichum* Brid.

Marges foliaires et zones pellucides. — La marge, dans les espèces qui en possèdent à l'état normal, est très réduite (*Barbula muralis* Hedw., B. *ruralis* Hedw., *Fissidens bryoides* Hedw., *Mnium*).

Plus le milieu est humide et plus la disparition des dents et l'atrophie de la marge sont complètes (*Mnium affine* Schw., marge à trois ou quatre séries de cellules *M. puntactum* L., marge à 3 ou 4 séries de cellules, *M. puntactum* L. var. *elatum* Schimp., 1 à 2 séries seulement.

Le plus souvent la marge devient verte (*Mnium hornum* L., et *affine* Schw.) tandis que parfois elle devient rougeâtre (*Bryum capillare* L., *Mnium affine* Schw.). La bande pellucide de certains *Fissidens* se réduit également. Dans *Fissidens pusillus* Wils. les marges des feuilles étroites finissent assez loin du sommet et se réduisent à une rangée de cellules et plus bas à deux (fig. XV, 17 et 19). Quant à la zone pellucide dans *Fissidens taxifolius* Hedw. déjà moins large dans le type que dans *F. decipiens* de Not., elle disparaît complètement dans les échantillons cavernicoles.

Dents des feuilles. — Dans quelques espèces les dents subsistent et dans les rares cas où l'eau abonde, celles de la portion basilaire peuvent éprouver un développement exagéré (*Eucladium verticillatum* Br. eur., fig. XV, 29, 23 et 21, *Rhynchostegium tenellum* Br. eur. Fig. XIII, 28-29).

Les dents quoique plus faibles que dans le type sont encore assez nettes sur le contour supérieur et l'extrémité de la nervure qui montre aussi une ou plusieurs cellules dentiformes, caractères fréquents chez un grand nombre d'espèces des cavernes (*Eurhynchium crassinervium* Br. eur.). Les feuilles peuvent être à dents plus faibles et plus espacées (*Mnium undulatum* Neck., *M. hornum* L., *Webera albicans* Sch., *Bryum pallens* Sw.) ou n'en présenter qu'au sommet (*Thamnium alopecurum* Br. eur., *Eurhynchium striatulum* Br. eur.), et les dents devenir irrégulières, ne plus exister que sur un seul côté de la feuille (*Fissidens decipiens* de Not., fig. XV, 15).

Les dents ont une tendance à s'affaiblir et même à disparaître complètement dans les feuilles caulinaires où elles sont en général moins accentuées que dans les feuilles raméales, même à l'état normal (*Eurhynchium prælongum* Br. eur.). Dans les cavernes elles sont surtout oblitérées dans les feuilles raméales (fig. XIII, 19).

Dans *Mnium affine* normal les dents sont composées au maximum par 2 ou 3 cellules superposées (fig. XIV, 21), parfois

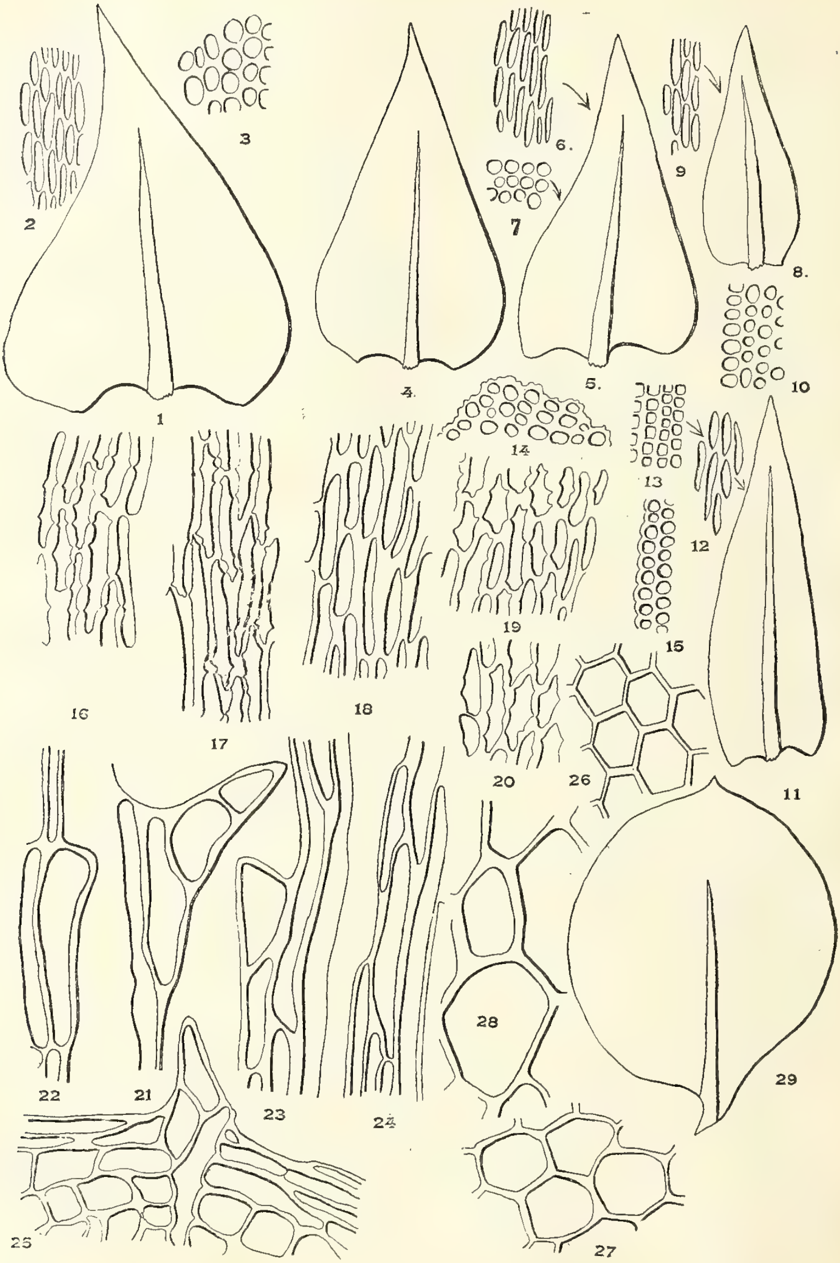

2
3
1
4
6.
7
5.
9
8.
10
14
13
12
19
15
16
17
18
20
26
11
22
21
23
24
28
29
25
27

Fig. XIV.

1, Feuille caulinaire de l'*Eurhynchium circinnatum* Br. eur., type; 2, cellules du limbe; 3, cellules de la base de la feuille; 4, feuilles raméales du même; 5, feuille caulinaire d'un type de transition; 6, cellules du limbe; 7, cellules de la base de la feuille; 8, feuille d'un second type intermédiaire plus modifié; 9, cellules du

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME III. — Nos 2 et 3.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1906

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en avril 1906.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I et II de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*)
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.		330 fr.

elles avortent partiellement et ne sont plus représentées que par une cellule faisant saillie par son extrémité (fig. XIV, 22 et 23-24) ou par une simple indication sous forme de cellules alongées aplaties contre les autres cellules de la marge (fig. XIV, 24).

Quelques feuilles ne présentent plus que de légères sinuosités du bord du limbe (*Barbula tortuosa* W. et M., *Fissidens adiantoides* Hedw., *F. bryoides* Hedw., *F. taxifolus* Hedw., *Neckera crispa* Hedw., *Brachytecium rutabulum* Br. eur.). D'autres montrent un limbe tout à fait entier (*Eurhynchium Stokesii* Br. eur., *Neckera crispa* Hedw., *Fissidens taxifolius* Hedw., *Webera albicans* Sch.).

D'une façon générale les dents sont moins accentuées dans les échantillons des cavernes et des gouffres que dans ceux des stations ordinaires.

Constitution anatomique des feuilles. — En général, la constitution anatomique des feuilles est en rapport avec les déformations morphologiques. Par suite de l'humidité, de l'obscurité et du repos de l'air, toutes les cellules ont éprouvé des tendances à l'allongement. De plus, les parois des cellules deviennent toujours beaucoup plus minces.

Dans quelques cas, assez rares d'ailleurs, les cellules restent normales, tandis que l'allure morphologique a varié (*Fissidens pusillus* Wils., *Gymnostomum tenue* Schr.).

Le plus souvent, les cellules des oreillettes, de même que celles de la partie moyenne du limbe, sont plus petites que dans le type. Tandis que les différences ne sont plus aussi sensibles dans le reste du limbe (*Hypnum commutatum* Hedw., fig. XI, comparer 21 et 25).

---

limbe; 10, cellules de la base de la feuille; 11, feuille caulinaire de la forme à feuilles planes; 12,cellules du limbe; 13, cellules de la base; 14, sommet d'une feuille à peu près normale bien papilleuse de l'*Anomodon viticulosus* H. et T.; 15, bord d'une feuille moins papilleuse de la même espèce; 16, cellules du limbe d'une feuille normale de *Neckera crispa* Hedw.; 17, les mêmes, prises dans une feuille crépue d'échantillon des cavernes; 18, les mêmes prises dans une feuille lisse; 19, cellules de la base de la feuille normale; 20, les mêmes dans une feuille lisse des cavernes; 21, dent d'une feuille normale de *Mnium affine*; 22, dent non développée dans une feuille normale; 23, dent d'une feuille de *M. affine* des cavernes; 24, dents oblitérées d'une feuille des cavernes; 25, sommet de la feuille dans le *M. affine* Schw. du gouffre de Padirac; 26, cellules du limbe de cette feuille; 27, les mêmes dans une feuille provenant du gouffre de Réveillon; 28, cellules du limbe du *M. affine* Schw. type; 29, feuille cavernicole de *M. affine*.

Le plus souvent ce sont les cellules de la base qui varient, deviennent plus petites et présentent des parois plus fines. *Eurhynchium circinnatum* Br. eur., fig. XIV, 3, 7, et 9 comparée à 2 et 6. *Hypnum filicinum* L., fig. XI, comparer 2-6 à 3 et 9 à 2. Dans quelques cas les cellules de la base peuvent s'allonger plus que dans le type (*Eucladium verticillatum* Br. eur., fig. XV, 23 comparée à 8) et celles du sommet devenir plus petites (*Gymnostomum rupestre* Schw., fig. XV, 32 à 33).

Dans quelques cas les cellules carrées et petites de la base de la feuille passent progressivement à des cellules plus longues (*Eurhynchium circinnatum* Br. eur., fig. XIV, 12 et 13) ou bien la transition entre la région basilaire claire et hyaline (*Barbula tortuosa* W. et M. fig. XV, 5 comparée à 6) et la région supérieure opaque et papilleuse qui est brusque dans le type, est mieux ménagée dans les espèces des cavernes parce que les cellules de la base sont moins hyalines, moins transparentes et plus courtes que dans le type (fig. XV, comparer 5 à 6). Puis à cette région en succède une autre assez étendue à cellules courtes, enfin vient la région des cellules rondes et plus petites que dans les feuilles normales. Le *Barbula inclinata* Schw. des cavernes a subi des modifications à peu près parallèles à celles du *Barbula tortuosa* W. et M. dont l'ensemble des figures de la planche XV permet de se rendre compte.

Dans *Eucladium verticillatum* Br. eur. la transition entre la région opaque et hyaline est brusque.

Dans les échantillons des avens profonds, l'extrémité des cellules se relève, formant des papilles saillantes (*Eurhynchium striatulum* Br. eur., *Hylocomium triquetrum* Br. eur., *Hypnum rugosum* Ehr.). Ces papilles peuvent être nombreuses et prononcées (*Anomodon viticulosus* H. et T., fig. XIV, 15) surtout au sommet des feuilles (*Eucladium verticillatum* Br. eur.) tandis que dans les mêmes espèces ces papilles peuvent être plus larges, moins nombreuses et moins saillantes qu'en plein air (*Eucladium verticillatum* Br. eur.). Dans les cavernes et grottes sèches les papilles du sommet sont très réduites (*Eucladium verticillatum* Br. eur., fig. XV, 23).

Le développement maximum des papilles a été observé dans les cellules basilaires des feuilles de *Gymnostomum rupestre* Schw. (fig. XV, fig. 32 comparée à 33).

La texture des feuilles crépues des cavernes est la même que celle des échantillons normaux (fig. XIV, 16 comparée à 17). Mais dans les feuilles planes (fig. XIV, fig. 18) on ne voit pas trace de ponctuaction sauf dans les cellules de la base (fig. XIV, 20 comparée à 19) où les parois sont un peu sinueuses et offrent des amincissements. Le développement de ces feuilles doit correspondre à une période d'humidité plus grande pendant laquelle la transpiration a été moins forte et par conséquent la circulation moins intense. L'eau dans ce cas n'a pas besoin de traverser les cloisons aussi rapidement.

Rhizoïdes et paraphylles. — Dans les espèces où les tiges sont couvertes de Rhizoïdes et de paraphylles (*Amblystegium leptophyllum* Schimp., fig. XI, 22) ces organes subsistent, mais sont de taille plus réduite et ordinairement ne possèdent qu'une seule rangée de cellules d'une extrémité à l'autre (*Hypnum commutatum* Hedw., fig. XI, 26). Souvent les rhizoïdes ne sont groupés que par places (*Hypnum filicinum* L.). Le *Plagiothecium elegans* Sch. Br. eur. et *P. silvaticum* Br. eur. montrent des rhizoïdes foliaires.

Cellules protonémiques nématogènes. — Dans *Amblystegium leptophyllum* Schimp. de nombreuses feuilles montrent vers leur sommet, sur la face dorsale de la nervure, une à quatre excroissances assez fortes provenant du développement anormal de certaines cellules. Chacune de ces boursouflures est une sorte de papille verte remplie de chlorophylle (fig. XI, 15). Dans plusieurs cas ces papilles sont remplacées par un filament formé d'une file de cellules et analogue à un protonéma. On ne peut méconnaître ici les cellules nématogènes observées par Correns (1) de Forest Heald (2), etc. Dans d'autres feuilles la base de la nervure produit par le même mécanisme un véritable protonéma rameux (fig. XI, 17).

D'autre part, les tiges produisent isolément ou par groupe

---

(1) Correns, *Ueber die Vermehrung der Laubmoose durch Blatt und Sprossstecklinge* (Ber. der deutsch bot. Gesellsch., 1898, p. 27-34; 1897, p. 374).

(2) Fr. de Forest Heald, *A study of regeneration as exhibited by Mosses* (The botanical Gazette, 1898, p. 169-210, n° 3).

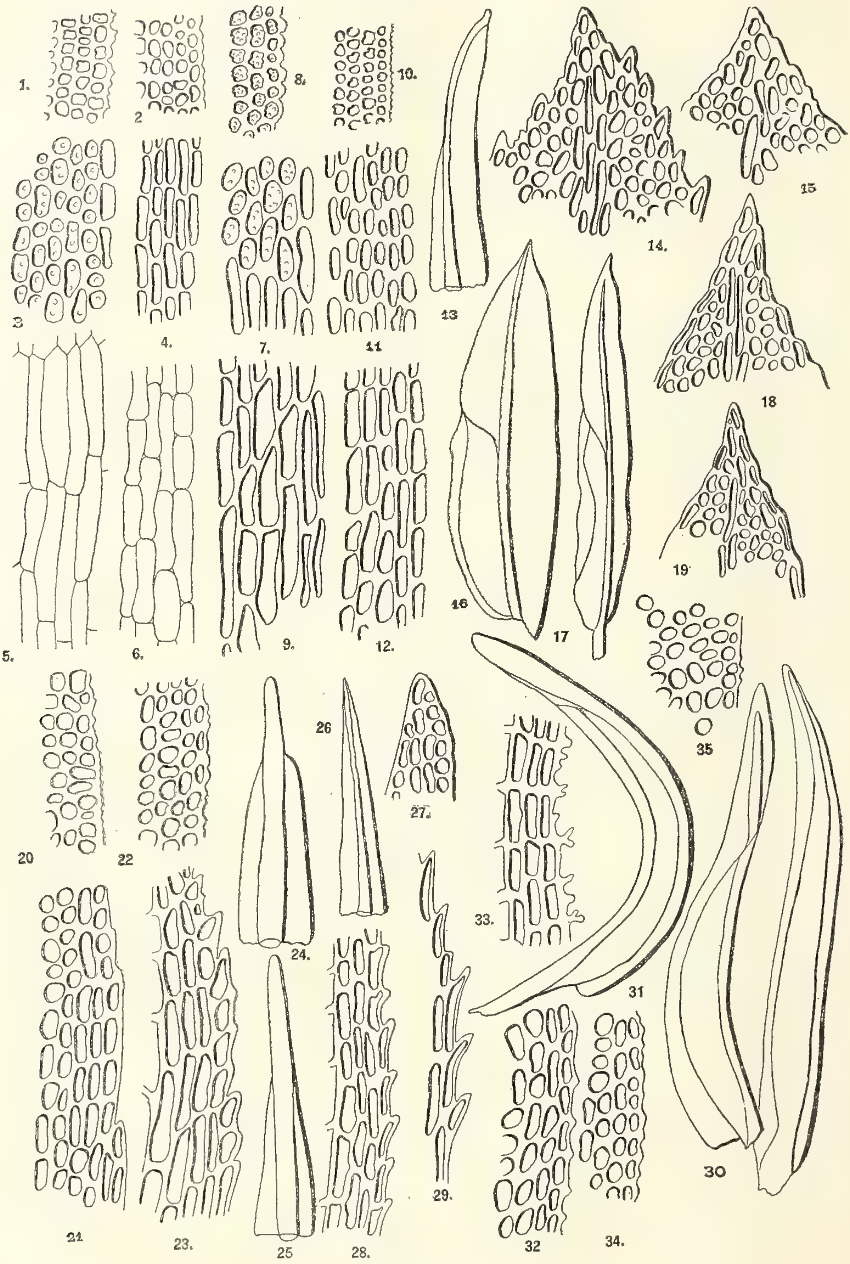

1.
2
8.
10.
13
14.
15
3
4.
7.
11
16
17
18
19
5.
6.
9.
12.
35
20
22
24.
26
27.
33.
31
29.
30
21
23.
25
28.
32
34.

Fig. XV.

1, Cellules du sommet des feuilles du *Barbula tortuosa* W. et M. type ; 2, les mêmes dans un échantillon des cavernes ; 3, cellules de la zone de transition chez le type, 4, les mêmes dans un échantillon des cavernes ; 5, cellules de la base des feuilles chez le type ; 6, les mêmes dans un échantillon des cavernes ; 8, cellules du (fig. XI, 26) des filaments plus volumineux, peu allongés, à cellules courtes, bourrées de chlorophylle et dont les parois rendues rugueuses par une grande quantité de fines papilles sont légèrement teintées de rouge brun. Ces filaments ont beaucoup de ressemblance avec certaines propagules, en particulier avec ceux qui se rencontrent sur les feuilles et les rhizoïdes d'*Encalypta*, d'*Orthotrichum* et de *Zygodon*. Ils sont d'ailleurs assez caducs, et on les trouve rarement en place ; ils sont presque toujours détachés et isolés dans les préparations (fig. XI, 16).

Si ces filaments courts ne se détachent pas de la tige qui les porte, et si par cela même ils ne se comportent pas comme propagules, rôle auquel ils paraissent destinés, ils se transforment en rhizoïdes. On trouve en effet sur la tige, de ces organes à parois rouge brun, possédant encore quelques cellules munies de cholorophylle. Les parois sont de plus finement granuleuses comme celles des soi-disant propagules. Enfin, fait remarquable pour des rhizoïdes de Mousses, les cloisons transversales sont perpendiculaires à l'axe et non obliques. D'autres rhizoïdes entremêlés aux précédents ont des parois lisses, ils sont dépourvus de chlorophylle et possèdent des cloisons obliques. Il n'est pas invraisemblable d'admettre que ces organes ayant la nature des propagules se transforment en rhizoïdes : ce ne serait là qu'une modification en sens inverse de

---

sommet de la feuille du *Barbula inclinata* Schw. (type jurassien) : 7, cellules de la zone de transition du même ; 9, cellules de la base du même ; 10, cellules du sommet de la feuille du *B. inclinata* Schw. des cavernes ; 11, cellules de la zone de transition ; 12, cellules de la base de la feuille ; 13, sommet d'une feuille de *Barbula inclinata* Schw. des cavernes ; 14, sommet d'une feuille de *Fissidens decipiens* de Not. type ; 15, sommet d'une feuille de *F. decipiens* de Not. des cavernes ; 16, feuille de *F. pussillus* Wils., var. *tenuifolius* N. Boul. normal.; 17, feuille de *Fissidens pussillus* Wils., var *tenuifolius* N. Boul. des cavernes ; 18, sommet de la feuille dans les échantillons normaux ; 19, sommet de la feuille dans les échantillons des cavernes ; 20, cellules papilleuses d'une feuille normale d'*Eucladium verticillatum* Br. eur. ; 21, cellules de la base d'une feuille ; 22, cellules papilleuses d'un échantillon des cavernes ; 23, cellules et dents de la base du même ; 24, sommet d'une feuille d'un échantillon des cavernes à nervure excurrente ; 25, même caractère plus accentué ; 26, sommet d'une feuille à nervure non excurrente ; 27, la même, plus fortement grossie ; 28, cellules de la base d'un échantillon des cavernes ; 29, dents exagérées dans une feuille ; 30, feuille du *Gymnostomum rupestre* Schw. normal ; 31, feuille d'un échantillon des cavernes de Padirac ; 32, cellules de la base d'une feuille normale ; 33, cellules de la base dans un échantillon des cavernes ; 34, cellules du sommet de la feuille normale ; 35, cellules du sommet dans un échantillon des cavernes.

celle observée chez les *Encalypta* et les *Orthotrichum* où des rhizoïdes ordinaires donnent naissance à des propagules véritables, et ainsi serait confirmée de nouveau l'homologie du protonéma et des rhizoïdes de Mousses.

La constatation de la présence de filaments protonémiques a été faite sur des échantillons stériles du genre *Barbula* non déterminés spécifiquement et provenant du fond de l'aven de Corgnes, à 123 mètres de profondeur.

Ces échantillons sont envahis par une masse filamenteuse vert pâle ou blanchâtre, d'aspect protonémique. Ces filaments ayant leur point de départ constant sur quelques cellules étroitement localisées vers la partie supérieure des feuilles, tout à fait contre la nervure, nous pensons qu'il s'agit là de protonémas secondaires, naissant de cellules spéciales ou *nématogènes*, tels que ceux observés par Kützing, Correns et de Forest-Heald (1). Il y a même sur ces filaments protonémiques des cellules renflées, analogues aux propagules observés par M. Gaston Bonnier (2), sur certains protonémas associés à des champignons ou aux propagules des rhizoïdes d'*Orthotrichium Schimperi* O. Hamm., observés par Géneau de Lamarlière (3).

ORGANES SEXUÉS — SPOROGONES. — En général les Mousses des cavernes sont dépourvues de Périgones et de Périchèzes, et ce n'est qu'exceptionnellement que nous avons trouvé quelques espèces, présentant des fleurs mâles, qui sont alors plus rares, plus espacées et sans différences appréciables (*Rhynchostegium tenellum* Br. eur.).

De ce fait les sporogones sont rares, peu de types sont fertiles (*Hypnum cupressiforme* L., *Eurhynchium Teesdalei* Sch., *Bryum capillare* L., *Orthotrichum affine* Sch., *Barbula inermis* C. Muell., *Ceratodon purpureus* Brid.). Lorsque ce dernier existe il arrive rarement à maturité et ne montre de différence avec le type que dans la couleur des parois et des dents du péristome externe qui sont un peu plus pâles.

---

(1) Kützing, Correns, de Forest-Heald, *loc. cit.*

(2) G. Bonnier, *Germination des Lichens sur des protonémas de Mousses* (Rev. gén. de Bot., 1889, t. I, p. 165).

(3) Géneau de Lamarlière, *Notes bryologiques sur les environs de Reims* (Bull. de la Soc. d'étude des Sc. nat. de Reims, 1898, t. VII, 8^e année, p. 97).

HÉPATIQUES.

Ces plantes présentent de rares représentants des espèces à thalle et à feuilles. Celles à thalle pouvant atteindre des dimensions considérables. Les déformations rencontrées sont parallèles à celles observées chez les Mousses.

Tous les échantillons ont été rencontrés stériles (*Plagiochila interrupta* Dum., *P. asplenoides* Dum., *Aplozia riparia* Dum, *Mesophylla bidentata*, *Marchantia polymorpha* L., *Fegatella conica* Corda, etc.

Quelques types présentaient des corbeilles à propagules, jamais de chapeaux à organes sexués (*Marchantia polymorpha* L.).

§. 3. — **Recherches expérimentales.**

Nous venons de voir les déformations produites chez les muscinées cavernicoles. Nous avons cherché expérimentalement la part qui revient à chacun des facteurs biologiques : obscurité, température, humidité.

Pour les Hépatiques nous sommes partis des propagules développés dans des pots. Un premier lot est resté dans des conditions normales, ne recevant que la quantité d'eau nécessaire à maintenir l'humidité du sol. Le deuxième a été placé dans un milieu saturé d'humidité par suite d'un dispositif spécial.

La germination des propagules s'est faite plus rapidement sur un sol normal que dans un sol exposé à une atmosphère saturée de vapeur d'eau. Au bout de trois mois en milieu ordinaire les types développés étaient restés normaux. Dans les milieux saturés d'humidité et à la lumière les échantillons sont essentiellement différents du type. Les plantules en lames transparentes vert clair de 4 centimètres de long sur 1 millimètre présentent une dichotomie terminale peu marquée, elles sont dressées par suite de la turgescence et fixées au sol par les rhizoïdes de la base.

Dans les mêmes conditions d'humidité, mais à l'obscurité presque totale, peu de germes se développent, les propagules donnent de rares rameaux chlorophylliens. Les échantillons produits sont petits, transparents, en forme de cordons de 1 centimètre à 1 centimètre et demi de long, blancs, dichotomisés sans élargissement spatuliforme de l'extrémité. Les rhizoïdes sont fins, blancs, et présentent des épaississements latéraux internes en mamelon trapus.

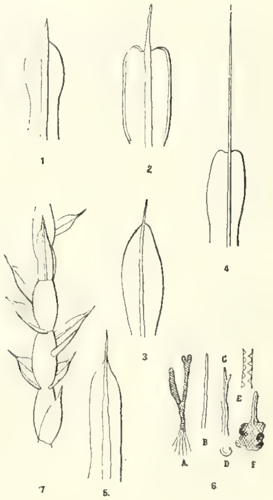


Fig. XVI.

1, *Barbula muralis* Hedw., feuille normale ; 2, feuille submergée, tendant à perdre son poil par étranglement du limbe, à sa base; 3, feuille terminale d'un rameau immergé à sa base et developpé en atmosphère humide confinée ; 4, mêmes conditions d'expérience, mais en atmosphère illimitée ; 5, feuille d'un rameau immergé à la base en atmosphère humide limitée et à l'obscurité partielle ; 7, rameau de *Barbula muralis* en atmosphère humide confinée et à l'obscurité partielle ; 6, *Marchantia polymorpha* L., *a*. — B, échantillons obtenus de propagules en milieu confiné, saturé de vapeurs d'eau ; C, mêmes conditions expérimentales, mais à l'obscurité partielle ; F, Thalle développé en milieu normal et ne donnant à l'obscurité et à l'humidité que des rameaux fins en cordons ou à section en croissant, fig. D ; E, rhizoïdes nombreux de C.

Si l'on restreint la quantité d'eau de l'atmosphère localisée, l'allongement des rameaux diminue et si, exagérant encore, on arrive à la sécheresse complète, les propagules cessent de se développer. Les thalles adultes placés dans ces conditions meurent au bout de quelques jours.

Pour les Mousses, des coussinets de *Barbula muralis* Hedw. ont été à demi immergés dans l'eau. Dès le douzième jour de culture, les feuilles submergées sont allongées, tandis que le poil se réduit. Par contre, les feuilles de la partie supérieure du coussinet développées hors de l'eau présentent un allongement du poil qui est alors triple de sa longueur normale.

En atmosphère confinée saturée d'humidité, les pousses élevées à la lumière sont, après 7 mois, grêles, à feuilles petites, à poil à peine développé, la saturation agit donc comme un véritable milieu aquatique. Le phototropisme est bien marqué.

A l'obscurité partielle les tigelles possèdent encore un peu de chlorophylle. Dans les parties qui en sont dépourvues existe un pigment rougeâtre. (Soumises à la lumière ces parties redeviennent vertes.) Les feuilles sont alors allongées, élargies, appliquées contre la tige dont les entre-nœuds se gonflent et donnent à cette dernière l'aspect d'une corde à nœuds.

Dans ces conditions les aliments calciques semblent augmenter la résistance des Mousses à l'obscurité. Les sels de calcium notamment s'absorbent de telle façon qu'ils perlent à la partie terminale de la feuille. C'est sans doute à cette absorption facile que les Muscinées cavernicoles doivent leur résistances aux influences extérieures.

Quant au calcium qui semble rendre les Mousses plus résistantes aux conditions ambiantes, il est abondant dans les Mousses cavernicoles, car elles le reçoivent tout dissous à la faveur des eaux chargées d'acide carbonique.

En résumé, il semble que les influences des deux facteurs obscurité et humidite soient intimement liées dans les cavernes.

La lumière diminuant, la chlorophylle ne se forme que difficilement, bien qu'elle puisse se développer à l'obscurité totale, comme nous l'avons observé chez les Hépatiques.

Quant à la diminution de la longueur des poils de certaines espèces, elle est moins due à l'influence de l'obscurité qu'à la saturation par l'eau. On doit donc considérer les plantes des cavernes comme des espèces adaptées à une vie pseudo-aquatique. Ces plantules absorbant l'eau de toutes parts grandissent à la fois dans toutes les directions.

Nous avons vu que la chaux contribuait à donner aux végétaux cellulaires un squelette destiné à combattre la trop grande mollesse de ces échantillons étiolés.

Enfin comme dans toutes les autres espèces de végétaux, la tendance à la bifurcation semble due à la grande humidité atmosphérique, provoquant un allongement rapide des cellules, exagérant les bifurcations naturelles et en provoquant de nouvelles.

§ 4. — Résultats généraux de l'étude des Muscinées des cavernes.

L'étude des Muscinées cavernicoles nous a permis de signaler quelques faits intéressants surtout au point de vue des modifications morphologiques externes et internes que présentent ces végétaux lorsqu'ils se trouvent placés dans des conditions particulières de lumière, de température, d'humidité, etc. que leur présente une station aussi spéciale que celle des cavernes.

De ces recherches sur les *Muscinées* des cavernes, il ressort un certain nombre de faits intéressants, qui paraissent avoir une généralité suffisante pour en déduire certaines lois de variations dues au milieu cavernicole.

En général, les échantillons des cavernes sont plus maigres et ont des tiges plus allongées, plus grêles, moins ramifiées et des rameaux plus écartés les uns des autres que les espèces normales. L'allongement des tiges et des rameaux filiformes dans les parties terminales à foliaison réduite et maigre, est fréquente (*Thamnium alopecurum* Br. eur., différentes formes, *Rhynchostegium tenellum* Br. eur., *Eurhynchium Stokesii*, *E. crassinervium* Br. eur., *Gymnostomum rupestre* Schw.). Ces tiges allongées prennent, comme nous l'avons vu précédemment, l'aspect des échantillons que l'on obtient dans les cultures faites sous cloche dans une atmosphère humide, saturée d'humidité.

Quant aux déformations et aux modifications anatomiques présentées par les Mousses vivant ainsi en milieu souterrain et à une lumière faible, elles sont généralement les mêmes pour toutes les cavités considérées. On y trouve ces formes maigres à tiges étirées, à feuilles plus petites, mais en même temps plus longues proportionnellement à leur largeur que dans les échantillons normaux. L'élongation due à la faible quantité de lumière incidente que reçoivent ces Mousses, jointe à l'état hygrométrique de l'air, a pour conséquence l'écartement plus grand des feuilles. Ceci peut jusqu'à un certain point favoriser l'assimilation chlorophyllienne. En effet, les feuilles ainsi écartées ne se recouvrent pas les unes les autres et présentent leur surface totale à la lumière incidente devenue souvent si faible qu'il est de tout intérêt pour la plante de n'en perdre que le moins possible.

La couleur généralement vert tendre des feuilles montre aussi que ces échantillons doivent contenir relativement plus de chlorophylle que leurs congénères développés au soleil. Et s'il y a des teintes jaunes ou brunâtres, elles sont dues seulement à la mortification de certaines parties et non à l'exposition à une lumière trop abondante.

Les feuilles sont généralement moins serrées, quelquefois très écartées, et ont une tendance à prendre la forme aplanie distique propre à certains genres (*Thamnium alopecurum* Br. eur., f. *complanata*, *var. gracile*, *Rhynchostegium rusciforme* Br. eur., *Rhynchostegium depressum* Br. eur., *Eurynchium prælongum* Br. eur., *Eurynchium circinnatum* Br. eur., etc.). Cette disposition se répercute dans les rameaux de plusieurs espèces.

Les cellules restent aussi grandes que dans le type; mais si on compare leur longueur à leur largeur, la première devient proportionnellement plus longue (*Thamnium alopecurum* Br. eur., etc.). Les paraphylles sont en voie de régression (*Hypnum commutatum* Hedw.). Les plissements longitudinaux de la feuille ont une tendance à s'atténuer (*Hypnum commutatum* Hedw.), il en est de même des ondulations transversales (*Neckera crispa* Hedw., *Barbula tortuosa* W. et M., etc.).

Les dents du bord des feuilles ont presque toujours une forte tendance à s'atténuer (*Mnium undulatum* Neck.). Ou bien elles s'oblitèrent et ne sont plus représentées que par de légères sinuolations formées par la saillie des cellules de contour (*Thamnium*). Enfin elles peuvent même disparaître complètement (*Mnium affine* Schw., etc.). Il en est de même des dents qui marquent l'extrémité de la nervure chez certaines espèces.

Les types dont les feuilles sont munies d'un long poil terminal incolore (*Rhacomitrium*, *Grimmia*, *Hedwigia*), montrent une grande réduction de cet organe.

Les papilles qui ornent les parois cellulaires ont également une tendance à disparaître (*Anomodon viticulosus* H. et T., *Barbula tortuosa* W. et M., *B. inclinata* Schw., *Mesophylla stillicidiorum* N. Boul., etc.).

Les parois cellulaires ont également une tendance à diminuer d'épaisseur, ce qui donne à la plante une texture plus molle, quelquefois très particulière (*Lophocolea bidentata* Nees., *Mnium affine* Schw.). En même temps les parois cellulaires tendent à se décolorer plus ou moins et à devenir hyalines : le fait est très sensible surtout quand à l'état normal les parois sont jaunes ou brunes.

Les Muscinées des cavernes sont toujours dépourvues de sporogone, ou lorsque ce dernier paraît, il n'arrive pas à produire de spores.

Ces diverses dispositions, qui pourraient être nuisibles dans une atmosphère sèche et éclairée, n'ont pas ici d'inconvénient et il n'y a pas à craindre un excès de chlorovaporisation. Cependant, comme nous l'avons fait remarquer, les espèces xérophiles ne perdent pas tout à fait leurs caractères d'adaptation ancienne, parce que l'humidité atmosphérique se maintient ici dans une certaine moyenne, qui ne nécessite pas de la part de ces espèces une adaptation absolue et immédiate dans un sens contraire. C'est la raison pour laquelle on ne constate pas la disparition complète des papilles foliaires, des poils, de la disposition en coussinets denses, etc., mais seulement leur diminution.

Enfin, comme les champignons des cavernes, les Mousses peuvent devenir phosphorescentes. *Schistostega osmundacea* W. et M., par exemple, a un prothalle persistant, composé de grains verts de chlorophylle ; ces vésicules décomposent la lumière affaiblie qui leur arrive, et illuminent, de magnifiques reflets d'un vert émeraude, les cavités obscures au fond desquelles cette espèce s'installe de préférence (grottes des environs de Clermont, des Colli Berici (Italie), de Saint-Mamet, près Luchon (Goulard), etc.).

Tels sont les résultats confirmés par l'examen de quantité de matériaux provenant d'un très grand nombre de cavités.

CHAPITRE III

Algues.

La station des gouffres ne semble pas convenir au développement des Algues ; jamais en effet nous ne rencontrons les espèces si communes (*Characées*, *Nitella*, *Confervacées*) des eaux stagnantes superficielles. Les flaques d'eau de quelques cavités verticales ne renferment que quelques espèces très réduites d'*Oscillariées* et de *Nostoccacées*.

Oscillaria limosa Ag.
— *formosa* Bory.

Nostoc commune Vauch.
— *lichenoides* Vauch.

Mais, le plus souvent la végétation algologique est réduite aux espèces microscopiques : *Hæmatococcus*, *Protococcus*, *Palmellacées* et *Diatomées*, cette dernière famille étant représentée par un certain nombre de genres, toujours les mêmes, quelle que soit la cavite considérée. Les espèces de ces genres qui semblent mieux résister que leurs congénères aux conditions particulières du milieu, sont pauvres en chlorophylle. Elles sont plus réduites de taille que les espèces superficielles et sont parfois tellement polymorphes qu'elles pourraient constituer de nouvelles formes.

La richesse de ces eaux en Diatomées est en rapport avec la largeur des avens. A Padirac, où l'ouverture mesure un diamètre de 35 mètres, la flore est une des plus riches que nous ayons rencontrées, tant en espèces qu'en individus (8 à 10 individus par goutte d'eau examinée). Nous les indiquons ci-dessous :

Cocconeis Placentula Ehr.
— sp !
Rhoicosphenia (*Gomphonema*) *curvata* Kutz.
Cymbella Ehrenbergii Kutz.
Pinnularia acrosphæria Breb.
Stauroneis acuta W. Sm.
— — var. *sp. nov.!*

Pleurosigma attenuatum Kutz.
Cymatopleura ovalis Ehr.
— *solea* W. Sm.
Surrirella sp !
Himantidium pectinale Kutz.
Meridon circulare Ag.
Melosira (*Gaillonella*) sp. ! Ag.
Sphenella angustata Ag.

A l'aven de Corgnes (Lozère), où l'ouverture n'a que

10 mètres de diamètre, nous ne rencontrons que quelques espèces seulement :

Gomphonema capitatum Ehr.
Cymbella cuspidata Kurtz.
Pinnularia borealis Ehr.
Stauroneis sp !
Surrirella ovalis Brebi.

Les eaux des rivières souterraines sont toujours dépourvues de Diatomées vivantes [rivières souterraines de Padirac (Lot), du Calel (Tarn), de la grotte des Planches (Jura)].

M. Rataboul de Moissac (1) n'a d'ailleurs rencontré aucune diatomée dans les eaux de la rivière souterraine de Padirac et nos recherches répétées sur le même sujet n'ont pas été plus heureuses.

Les frustules de *Diatomées* sont souvent abondantes et proviennent, soit des espèces extérieures ne pouvant résister à l'obscurité totale, soit des dépôts géologiques parfois très éloignés à travers lesquels s'est creusé le lit souterrain de la rivière [Padirac, grand lac (Lot), grande grotte d'Arcy, eaux du Lac (Yonne), rivière de Baume-les-Messieurs (Jura)].

Tandis que quelques genres d'Algues disparaissent dès que diminuent les rayons lumineux, il en existe qui pénètrent dans l'intérieur des galeries où ils peuvent se développer à l'obscurité totale. Quelques espèces conservent la faculté d'exécuter dans ces conditions anormales la synthèse de leur chlorophylle : c'est le cas des *Nostocs* rencontrés verts dans un grand nombre de cavités (Padirac (Lot), Grâce-de-Dieu (Jura), la Balme (Ain), Cogolo delle Tette, Cogolo delle Guerra Vicentin, etc.). Dans d'autres cas la chlorophylle semble pour ainsi dire faire défaut. Au Cogolo delle Tette, Vicentin, nous avons récolté un *Scytonema* dont les ramuscules pennés étaient reliés par une membrane presque incolore.

Nous rencontrons également dans les galeries *H. matococcus lacustris* Rostaf. et le *Protococcus viridis* Ag. dont la couleur varie du vert au rouge à mesure que l'on pénètre plus profondément.

Ce sont les Algues qui de toutes les plantes chlorophylliennes, s'accoutument le mieux à l'obscurité, elles pénètrent parfois profondément, et en s'étalant sur le calcaire y forment de grandes plaques vertes ou grises parfois rougeâtres constituées par des espèces du groupe des *Palmellacées*, du *Protococcus viridis* Ag. et des *Hæmatococcus* [Grottes de la Roche percée, de Nermont (Yonne), de la Balme (Ain), du Bout du Monde (Jura), des Échelles (Savoie), de la Croara, Bolonais (Italie), de la Madeleine (Hérault), etc.].

---

(1) Martel, *Le gouffre et la rivière souterraine de Padirac* (*Lot*), 1900, p. 172.

En terminant ce paragraphe, nous nous arrêterons quelque temps sur le groupe des Bactériacées, cette étude ayant d'étroits rapports avec le grand problème de l'hygiène publique.

Depuis plusieurs années on s'était demandé si les rivières souterraines qui disparaissent dans les terrains calcaires ne sont pas sujettes à des causes de contaminations dans la partie supérieure de leur cours et si leurs résurgences après leur voyage souterrain ne sont pas moins pures que l'on ne le croyait.

En effet, beaucoup de ces eaux sont contaminées, soit parce que les eaux superficielles s'écoulent directement dans les cavernes, sans être filtrées par une couche suffisante de terre ou de calcaire. Fournier et Mangin (1), dans la grotte de Saint-Léonard (Doubs) près Besançon, ont vu tomber des produits de fosses à travers les fissures. La deuxième raison vient de ce que les habitants de certains pays jettent dans les avens des débris d'animaux, de fumier, etc. Or ces cavités sont souvent les regards d'une rivière souterraine qui se charge ainsi de microbes pathogènes. Cette eau débouchant ensuite à flancs de coteau à des endroits très éloignés, peut, lorsqu'elle est employée pour l'alimentation, déterminer des épidémies importantes (2).

M. le D^r^ Raymond (3) a constaté pour la première fois à Midroi (Ardèche) que dans les eaux souterraines les microbes même nocifs peuvent se développer.

Nous avons depuis repris cette étude, la question offrant un puissant intérêt au point de vue de l'hygiène.

Comme pour les plantes supérieures, les espèces microbiennes semblent se localiser, et telle flore observée dans les régions de Nîmes, sera différente de celle des cavités du Tarn, de l'Hérault et du Lot.

---

(1) Fournier et Mangin, *Recherches spéléologiques dans la chaîne du Jura* (Mémoire de la Soc. de Spél., n° 22, 1899).

(2) Martel, *Les Abîmes*, 1893, p. 477-553.

(3) Raymond, *Les rivières souterraines de la Dragonnière et du Midroi* (Mém. de la Soc. de Spél., n° 10, 1897).

Les microbes rencontrés sont tantôt facilement déterminables, tantôt au contraire ne correspondent pas aux diagnoses et ne peuvent être identifiés spécifiquement.

Dans un bon nombre de cas nous avons pu rencontrer des espèces pathogènes ou douteuses : A la source de Montclus (Gard), fut trouvé le *Bacillus coli communis* ; or cette eau, fréquemment cause d'épidémie cholériforme, est en communication avec l'aven de Travers servant de dépotoir aux habitants du pays. Au gouffre de Polyphème (Tarn) fut rencontré : *Bacillus pyogenes aureus* ainsi que *Bacillus septicus* etc.

Lorsque l'eau est courante, la flore est sensiblement uniforme, tant que demeurent fixes les conditions extérieures. Parfois, bien que l'eau corresponde au type considéré comme pur par Miquel, elle peut s'accumuler dans les bas-fonds des grottes et devenir en partie stagnante, d'où variation dans les espèces observées, certaines ne pouvant vivre parmi les races saprophytes. A la rivière du Calel (Tarn) par exemple, les espèces rencontrées du côté de la source et celles du Siphon, où l'eau est légèrement stagnante, sont tout à fait différentes.

La plupart des germes rencontrés dans nos analyses sont chromogènes et représentés par les espèces suivantes :

Bacillus aurantiacus Franck.
— *luteus* Fluegg.
— *fluorescens aureus* Trev.
— — *liquefaciens* Trev.
— *roseus* Trev.
— *violaceus* Schrœt.
— *luteus* Flugge.

Bacillus ochraceus Zimm.
Micrococcus chloreus Cohn.
— *prodigiosus* Cohn.
Diplococcus luteus Adametz.
(Type voisin de cette espèce, mais immobile.)
Streptococcus pyogenes aureus Ogst.

La multiplicité de ces espèces à pigments montre l'inutilité des radiations solaires, pour la conservation de la faculté chromogène. On sait d'ailleurs que les espèces microbiennes chromogènes se développent mieux à l'ombre qu'à la lumière. De plus, Roux a démontré que la trop grande lumière diminuait la virulence des cultures pathogènes ; peut-être existe-t-il quelque chose de semblable pour les pigments.

L'oxygène paraît nécessaire à la production des pigments, ainsi à la Feindelle (Tarn), où l'air se renouvelle difficilement, les espèces chromogènes produisent un pigment de tonalité un peu moindre que celui des espèces provenant de cavités bien aérées.

La température des eaux influe également sur la conservation du pouvoir chromogène, et sur le développement de ces espèces. Ainsi le *Bacillus violaceus*, commun dans toutes les eaux souterraines du Canion de la Cèze (1) (Gard), ne se trouvait pas dans les eaux de la Bastide d'Orniols (Gard) qui ont une température de 20°. Or on sait que cette espèce ne se cultive qu'à la température ordinaire et ne donne son pigment qu'à une température un peu basse.

Dans les régions de nos causses calcaires, il existe souvent sur le parcours des eaux souterraines des amas de sables, d'argiles, ou de grès jouant le rôle de filtres naturels.

Ainsi, sur le parcours de la rivière souterraine du Calel (Tarn), près Sorrèze, il existe trois solutions de continuité inaccessibles à l'homme : 1° entre l'entrée du gouffre de Polyphème et la grotte du Calel; 2° entre le Calel et la cavité de la Fendeille ; 3° entre cette dernière et la petite grotte de la carrière.

Or à la même époque il existait par centimètre cube d'eau le nombre de germes suivants :

Gouffre Polyphème..................	4 000	germes.
Grotte du Calel et de la Fendeille....	1 100	—
— de la Carrière...............	225	—

Il semble donc exister entre la Fendeille et la Carrière de grands amas de sables, grès, argiles, ou calcaires perméables retenant un certain nombre de germes à leur passage.

Les analyses des eaux de la Cèze (Gard) avant et après la perte souterraine durant 2 kilomètres confirment encore l'action de ces filtres naturels. Il est néanmoins intéressant de constater que ces derniers ne retiennent pas de préférence les espèces les plus volumineuses, il existe là une action cellulaire attractive, comme cela se passe pour les bougies Chamberland.

---

(1) J. Maheu, *Contribution à l'étude des eaux souterraines du Gard* (Bull. de la Soc. des Sc. nat. de Nîmes, 1903).

Il est important de se mettre en garde contre des sources ainsi purifiées naturellement, la solution de continuité des couches pouvant amener une variation dans la flore et une contamination de la nappe souterraine.

Dans les terrains gypseux au contraire (environs de Bologne Haute-Italie, Sicile, etc.), la circulation des eaux souterraines se fait toujours par des fissures fort appréciables, sinon toujours pénétrables à l'homme. Le sulfate de chaux se creusant très facilement, aucun bouchon filtrant ne peut s'établir à demeure et résister à l'action de l'eau. De sorte que non seulement nous voyons se produire ici des contaminations microbiennes, mais les germes animaux eux-mêmes peuvent circuler sans arrêt ; et, dans certaines régions, nous avons constaté de véritables épidémies d'Ankylostomiase (ruisseau souterrain de Gaïbola, qui présente sur son parcours des avens, servant fréquemment de dépotoirs et dont l'eau formant la source de Zena est employée à l'alimentation).

Des recherches précédentes il ressort que les sources étant fréquemment le trop-plein de rivières souterraines éloignées, il est nécessaire de connaître la topographie souterraine de ces dernières afin de surveiller le bassin d'alimentation, même s'il est très éloigné (réservoirs des eaux de surface ; pertes de ruisseaux, avens, etc.), la contamination des nappes d'eau pouvant avoir de cette façon une origine très lointaine.

CHAPITRE IV

Lichens.

Les Lichens pénètrent peu profondément dans les cavernes, où ils n'éprouvent de ce fait que de très légères variations morphologiques.

Les grottes calcaires à flanc de coteau sont les plus riches en Cryptogames de cette famille. Nous les rencontrons à l'entrée où ils sont représentés par les espèces crustacées suivantes :

Cladonia pyxidata Ach., var. *Lophyrox.*
Grotte de l'Ours (Yonne).
Cladonia pyxidata Ach., var. *Botyrosa* Del.
Grotte de la Roche-Percée (Yonne).
Cladonia fimbriata Ach., var. *radiata* Ach.
Grotte delle Tette, Vicentin.
Cladonia pyxidata Ach., var. *pocillum* Ach.
Grotte des Nomades (Yonne).
Cladonia pyxidata Ach., var. *costata* Flk.
Grotte du Couloir (Yonne).
Anaptychia leucomela Ach.
Grotte de Caucalière (Tarn).
Physcia cæsia Ach.
Cogolo della Mura Vicentin.
Sarcogyne pruinosa Sm.
Cogolo delle Trene, Vicentin.
Xanthoria parietina Ach.
Grotte des Hommes (Yonne).
Pannaria nigra Nyl.
Cogolo delle Tette, Vicentin ; grotte de Beurre (Jura).
Placodium subcircinatum Nyl.
Grottes du Trilobite, des Vipères (Yonne) ; Cogolo del Castagnero, Vicentin.
Lepraria chlorina. Ach
Grottes : de l'Ours, de Nermont, des Vipères, des Nomades (Yonne).
Lecanora parella Nyl.
Cogolo delle Tette, Vicentin.
Thallœdema vesiculare Ach.
Cogolo delle Tette, Vicentin.
Biatora rupestris D. C.
Grottes : de l'Ours, des Nomades, de Nermont (Yonne).
Lecidea calcivora Ehrh.
Cogolo della Guerra, Vicentin.
Bilimbia pictonica Nyl.
Cogoli della Mura et de Castagnero, Vicentin.
Endocarpon hepaticum Ach.
Grotte des Vipères (Yonne) ; grotte de la Balme (Ain).
Verrucaria muralis Ach., sans spores.
Cogolo della Mura et delle Trene, Vicentin.
Verrucaria Dufouri D. C.
Cogolo della Mura, Vicentin.
Verrucaria nigrescens Ach.
Grotte de Nermont (Yonne).
Leptogium lacerum E. Gr.
Grottes : de l'Égouttoir (Yonne) ; la Balme (Ain) ; la Madeleine (Hérault).
Leptogium pulvinatum Ach.
Grottes : de l'Égouttoir (Yonne), de la Balme (Ain), des Échelles (Savoie).
Collema plicatile Ach.
Grotte de la Balme (Ain), Cogoli delle Tresoro, Vicentin.
Collema pulposum Ach.
Grotte de la Balme (Ain), grotte d'Ivraye (Doubs).

Les Lichens dominent surtout à l'ouverture des avens, où nous rencontrons presque toujours les mêmes espèces. Nous donnons comme exemple celles récoltées dans les avens des causses Méjean et de Sauveterre (Lozère).

Cladonia pyxidata Ach.
Usnea barbata L.
— — var. *florida* L.
Cetraria aculeata Schreb.
Umbilicaria pustulata Hoffm.
Xanthoria parietina Ach.
Pannaria nigra Nyl.
Lecidea albo-atra Schær.
Bæomyces icmadophilus Ach.
Endocarpon miniatum Ach.

Quelques espèces seulement, rares en individus, pénètrent dans les gouffres, où ils restent sensiblement normaux, n'éprouvant simplement qu'une réduction du thalle. A Padirac, nous ne rencontrons que les deux espèces suivantes qui gagnent le fond du gouffre : *Opegraphia hapalea* Ach. et *Verrucaria muralis*

Ach. Dans les gouffres des Gypses du Bolonais (Cogolo dei Buoi, avens de Gaïbola, de Croara, etc.) nous trouvons :

Evernia prunastri Ach., var. *sorredifera* Ach.
Physcia aipolia Ach., avec *spermogonies.*

Les Lichens pénètrent peu dans les gouffres, moins peut-être par suite du manque de lumière, qu'en raison de la grande humidité, ces espèces semblant facilement résister à une lumière très réduite.

Parmi les espèces récoltées il en est qui cessent de se développer dès que disparaissent les rayons solaires (grottes de Caucalière, perte du Thoré, Tarn).

Cladonia cervicornis Ach.
Placodium murorum D. C.
Xanthoria parietina Ach.

Quelques espèces vivent dans le fond des fissures étroites à une demi-obscurité, mais les individus récoltés sont déjà très déformés. (Anfractuosités verticales, des gypses de Bologne.)

Ramalina. Thalles avortés.
Ramalina fastigiata Pers., var. *odontata* Hue.
Placodium murorum D. C., var. *tegulare* Ehrh.
Nombreux thalles avortés indéterminables.

Enfin lorsque les cavernes sont sèches, nous avons vu les Lichens pénétrer plus profondément, parfois même se développer à l'obscurité totale. Ce fait, à première vue, n'a rien de bien surprenant puisque nous avons vu précédemment que les Algues microscopiques entrant le plus souvent dans la constitution des Lichens peuvent se développer dans ces conditions. Nous donnons ci-après la liste des échantillons récoltés profondément :

Physcia obscura Schaer.
Obscurité presque totale.
La Guerra Vicentin.
Placodium murorum D. C.
Grotte de Plaisirfontaine, Jura.
Échantillons à peine colorés.
Arthopyrenia chlorotica Schaer.
Var. *Olivacea.* Borr, Stérile.
Rencontré à l'obscurité totale au Cogolo della Mura Vicentin, et très profondément au Cogolo della Guerra Vicentin (sp. incolore à 7 cloisons 23 × 35 × 3 × 2).
Lecanora variabilis Ach.
Thalle rabougri, vermiculé, peu apparent, développé à l'obscurité presque totale.
Bilimbia pictonica Nyl., var. *Stenhammari* Fr.
Thalle stérile, développé très profondément. Cogolo delle Mura. Cogoli delle Castagnero, Vicentin.

Opegraphia endoleuca Nyl.
Obscurité partielle. Cogolo della Mura, Vicentin.
Verrucaria rupestris D. C.
Forme *amylacea* Huepp.
Thalles, stériles, réduits, souvent avortés ; trouvés à l'obscurité totale. Cogolo della Mura, Vicentin.
Verrucaria rupestris D. C.
Espèce récoltée à l'obscurité partielle et présentant des thèques vides. Cogolo delle Trene et de Castagnero, Vicentin.
Homodium granuliforme Harm. Fond.
Stérile. Hyphes plus spongieuses que dans le type. Grottes de Castagnero, Vicentin.

Le substratum semble jouer un grand rôle dans le développement de ces espèces. Les Lichens, déjà peu abondants dans les grottes des régions calcaires diminuent encore dans celles des terrains gypseux. Leur thalle est dans ces dernières stations moins développé, contourné, sinueux, afin de suivre et de s'attacher au substratum qui semble toujours vouloir lui échapper par suite de sa grande solubilité.

Ce fait, qui s'observe pour toute la région superficielle, est exagéré ici par suite de l'état hygrométrique de l'air, ce qui, joint à la diminution de l'action solaire, a pour conséquence la très grande réduction des espèces observées.

Quant à la silice, elle semble mal leur convenir, et, dans ce cas moins encore que précédemment, la nutrition ne protège ces végétaux contre le manque de lumière. Sur ce dernier substratum, les espèces sont rares ainsi que les individus. Nous donnons, à titre d'exemple, les noms de ceux récoltés sur grès aux environs de Brives, parfois même en exemplaire unique :

Cladonia squamosa Del.
Grottes des Anglais et de Lamouroux.
Parmelia perlata Ach., var. *ciliata*. C.
Grottes des Anglais.
Urceolaria scruposa Ach.
Grottes de Siaurat, Brives.
Se rencontre aussi sur le calcaire aux grottes de Bouzolles, près Souillac (Lot).
Lecidea grisella Flk.
Grottes de Siaurat.
Collema nigrescens Ach.
Grottes de Siaurat.
Leptogium lacerum E. Fr.
Grottes de Lamouroux et de Siaurat

CHAPITRE V

Champignons.

§ I. — Données générales, affinités et répartition géographique sur les Champignons souterrains.

A l'époque de nos herborisations, les deux premières zones des gouffres étaient totalement dépourvues de Champignons. Au contraire, la troisième zone (celle de d'obscurité totale) nous a fourni un grand nombre d'espèces représentées par des échantillons uniques. Cependant le *Mycena vulgaris* de Fries, qui forme le fonds de la flore mycologique, a été rencontré dans toutes les cavités.

C'est dans les galeries les plus humides, où les bois d'étayage s'altèrent rapidement, que ces Cryptogames sont le plus nombreux, tandis qu'ils sont fort rares dans les cavités naturelles, grottes ou avens.

L'abondance et les formes de certaines espèces varient suivant l'époque des observations, malgré la constance apparente des conditions de milieu. Cette flore semble subir l'influence des saisons, surtout lorsque ces cavités servent à une exploitation quelconque, comme les galeries des thermes de Bagnères-de-Luchon qui, de Novembre à Mai, restent ouvertes à cause des travaux de nettoyage. Il en résulte que les conditions du milieu végétatif sont modifiées: la température et les vapeurs diminuent, l'aération augmente et même une certaine proportion de lumière y pénètre.

La température des cavités est basse (11 à 12°) et par conséquent peu propice au développement des Champignons; du reste, dans la plupart des cas les espèces qui dominent sont celles qui résistent le plus au froid: *Agaricus campestris*, *Schizophyllum commune* Fr., *Polyporus*, *Peziza scutellata* L., quelques-unes même peuvent geler et continuer à croître quand revient la belle saison.

C'est surtout pendant l'été que la flore cavernicole est la plus abondante et la plus variée, car la température extérieure étant plus élevée que celle des cavernes, de forts courants d'air s'y engouffrent en entraînant les spores qui flottent dans l'atmosphère.

On peut diviser en trois classes les Champignons des cavernes : 1° ceux qui ont été amenés accidentellement du dehors avec des détritus ou des fragments de bois, sur lesquels ils continuent à croître ; 2° ceux qui proviennent de spores développées sur place et présentent alors des caractères particuliers bien différents du type ; 3° enfin, ceux qui, complètement acclimatés, ont des formes adaptées au milieu et sont doués de caractères acquis qu'ils transmettent à leur descendance.

La présence du substratum et surtout sa nature ne doit pas être sans influence sur le développement de ces végétaux. Dans un grand nombre de grottes (Moulineaux (Yonne), à l'Aven Armand (Lozère, etc.), les concrétions calcaires qui recouvrent entièrement le sol s'opposent aux efforts des myceliums pour trouver leur nourriture. En effet, ce n'est qu'exceptionnellement que des formes naines croissent sur des stalactites qui semblent ne présenter aucune particule alimentaire ; mais dès qu'apparaissent les matières organiques : boues liquides, humus, détritus de feuilles, les champignons plus ou moins bien développés se multiplient rapidement.

Les grottes siliceuses semblent moins favorables au développement des *Champignons* que les cavités calcaires et dans celles-ci le calcium est plus facilement assimilable sous forme de carbonate qu'à l'état de sulfate ; aussi les cavités des environs de Bologne ouvertes dans le gypse se sont-elles montrées très pauvres en Cryptogames de cette classe.

Lorsque le sol est argileux, les espèces sont encore plus rares et, d'une façon générale, il semble que l'argile surtout ocreuse soit un substratum peu favorable, certaines grottes argileuses sont parfois complètement stériles (Grottes de la vallée de la Cure, grottes de la Rochefoucault (Charente)).

Généralement les myceliums de ces Champignons, placés dans un milieu où ils ne trouvent plus réunies les conditions d'air, de chaleur, de lumière et d'humidité nécessaires à leur développement normal, s'étiolent et se dessèchent sans avoir produit de spores ; quelquefois aussi, ils s'allongent comme s'ils cherchaient l'air et la lumière qui leur manquent, se ramifient et produisent des êtres imparfaits : les tissus se ramollissent et s'étiolent, le chapeau avorte, le pédoncule s'allonge beaucoup et n'offre plus à sa partie supérieure qu'un renflement, ou bien encore se ramifie sous forme de *clavaire*.

Voici comment Fries (1) explique l'influence que la privation de lumière exerce au point de vue de la végétation sur les Champignons : « Ce qui montre jusqu'à quel point, dit-il, le développement des Hyménomycètes réclame l'action de la lumière, c'est que ceux, par exemple, qui ont vécu dans les galeries de mines, dans les caves ou les arbres creux, prennent des formes anormales des plus curieuses ; leurs métamorphoses demeurent incomplètes ou, autrement dit, tout le champignon conserve sa nature de mycélium, son accroissement contrarié s'étant borné à une modification monstrueuse du mycélium. »

Mais il est possible aussi que, chez certaines espèces, le mycélium soit abondamment développé et que cependant le chapeau ne fructifie pas dans l'obscurité. Il n'y a sans doute là qu'un simple phénomène de nutrition : certains composés (phosphates) ne pouvant être formés et assimilés que dans des conditions déterminées de lumière, de température, etc. Nous savons, en effet, par exemple, que certaines substances hydrocarbonées (sucres, glycérine) ne peuvent être absorbées que dans des limites déterminées de lumière et de température, et que sous la seule influence de la lumière, l'acide oxalique se révèle et disparaît des solutions qui en contiennent.

Dans ces conditions, on rencontre fréquemment des Champignons qui présentent des déformations monstrueuses très éloignées des formes observées à la surface du sol.

Ces productions affectent la forme de longues perruques blanches, grises ou noires, ou bien encore celle de choux-fleurs. D'autres sont étirées en longs cordons de couleur fauve, brunâtre, sulfurine ou noire.

Plusieurs de ces productions sont phosphorescentes comme celles des mines de houille de Dresde (1). Nous avons observé, avec le Dʳ X. Gillot, le même phénomène sur des échantillons trouvés dans les mines de schistes d'Autun ; dans ce cas, les types phosphorescents étaient en voie d'accroissement et de ce fait en état de grande activité cellulaire.

---

(1) E. Fries, *La distribution géographique des Champignons* (Ann. des Sc. nat. Bot., 1861, p. 25).

Ces plaques byssoïdes ou mycéliennes aux couleurs variées se présentent sous des formes extrêmement diverses qui ont été décrites par les anciens auteurs : De Candolle (2), Persoon (3), Chevallier (4), pour lesquels elles constituaient les genres *Ozonium*, *Byssus*, *Rhizomorpha*, *Hypha*, *Dematium* et *Hemantia*.

Quelques auteurs, comme Bommer et Rousseau (5), considèrent ces sclérotes ou *Rhizomorpha* comme pouvant donner à l'état parfait des Champignons hyménomycètes, probablement des *Polyporus*, et pour eux le *Pachyma* ne serait qu'une forme sclérotique d'une espèce de ce genre.

Fischer (6) a vu, dit-il, des sclérotes se transformer en *Hymenomycetes* et *Tuber regium* produire ainsi que *Pachyma wœrmanni* des *Lentinus*. Le Dʳ X. Gillot (7) considère que la forme mycélienne condensée de *Lentinus* serait *Rhizomorpha fragilis* variété *subterranea* Pers.

Quant à Tulasne (8), il considère le *Xylaria hypoxylon* comme dérivant de *Rhizomorpha subterreana* Pers.

Ces formes mycéliennes condensées constituent des byssus de *Rhizomorpha*, qui ne sont que de simples mycéliums, n'ayant aucun caractère de fixité, d'espèces normales ; mais il est très difficile de saisir les relations avec les Champignons supérieurs comme *Telephora*, *Polyporus* ou *Stereum*, dont ils pourraient n'être qu'une forme stérile ou dégénérée.

---

(1) Tulasne, *Phosphorescence du Rhizomorpha subterranea* (Ann. Sc. nat., 3ᵉ série, t. IX, p. 335).

(2) De Candolle, *Flore de France*, p. 11-68.

(3) Persoon, *Mycol. europ.*, vol. I.

(4) F. Chevallier, *Flore des environs de Paris*, t. I, 1826-1827, p. 80.

(5) Bommer et Rousseau, *Contribution à la Flore mycologique de Belgique* Bull. de la Soc. roy. de Bot. de Belgique, 1891 p. 205-302).

(6) Fischer, *Notice sur le genre Pachyma* (Rev. mycol., 1891, p. 157).

(7) Dʳ X. Gillot, *Le Rhizomorpha subterranea Pers et ses formes* (Rev. mycol., 1879, p. 146).

(8) René Ferry, *Recherches sur les matières sucrées contenues dans les Champignons* (Rev. mycol., 1893, p. 62).

On comprend du reste que les formes stériles byssoïdes ou sclérotiformes des espèces voisines de Champignons venus dans l'obscurité, formes qui ne sont que des amas de feutrage de mycélium plus ou moins condensé, révèlent une apparence identique. Leur détermination ne devient possible que par la découverte dans leur voisinage des espèces normales auxquelles on peut les rattacher.

De tous ces genres mycéliens, deux sont importants : les *Ozonium* et les *Rhizomorpha*. 1° Les *Ozonium*, coussinets formés de filaments fins, variant du rouge au brun noir, correspondent comme formes végétatives à certains *Coprins* (1). Pour notre part nous avons constaté que la plupart des Coprins souterrains avaient leur forme *Ozonium* correspondante (*Coprinus micaceus* Fr., *C. digitalis* Batsch., *C. atramentarius* Bull.).

Parfois, ces formes se condensent davantage, d'où production de véritables sclérotes donnant naissance aux mêmes espèces, fait observé par Ellis (2) pour *Coprinus sclerotigerus* et par nous-même pour *Coprinus atramentarius* Bull.

2° Lorsque les filaments sont plus gros, cortiqués, ils constituent les *Rhizomorpha*. Ces derniers se développent librement et pendent sous forme de longs cordons anastomosés entre eux. Ou bien ils sont appliqués sur une surface horizontale et s'étalent en membranes flabelliformes. Ces espèces mycéliennes présentent deux types généraux : 1° touffes épaisses à rameaux fasciculés parallèles, légèrement blancs et élargis au sommet, bruns à la base ; 2° rameaux blancs sales écartés, dichotomes, aigus au sommet.

D'ailleurs, les formes variées de ces types condensés peuvent produire les mêmes espèces. Ces variations rappellent celles d'un grand nombre de spécimens des genres *Polyporus*, *Telephora*, *Stereum* qui se présentent sous l'aspect d'expansions tantôt étalées, tantôt résupinées, étroitement appliquées sur le support. Certains de ces *Rhizomorpha* se rapprochent de quelques formes aberrantes de *Thelephora*, *Polyporus* ou *Stereum*, qui croissent dans leur voisinage, ce qui confirme l'idée de les considérer comme des manifestations byssoïdes de ces genres.

---

(1) Steph. Schulzer de Muggenburg, *Addenda ad enumerationem fungorum ex. Ozonio-ortorum* (Auctore Roumeguère, Rev. mycol., 1883, n° 19, p. 89 et 243).

(2) Ellis (B.), Benjamin Everhart, *Note sur un Coprin sclérotoïde observé à Montana* (Rev. mycol., 1891, p. 18).

C'est ainsi que nous avons constaté l'abondance de *Byssus argenteus* Duby, au voisinage de *Polyporus velutinus* Fr. dont il pourrait n'être qu'une forme mycélienne.

Mais il paraît bien difficile de rapporter toutes ces productions aux formes supérieures, quand on n'a pas suivi toute la filiation, comme nous avons pu le faire pour de rares espèces.

Nous avons observé la transformation de *Rhizomorpha* en *Polyporus versicolor* L. petits et déformés. Puis tous les passages successifs depuis le type *Byssus* : *Byssus argenteus* Br , *B. elongatus* Pers. Jusqu'au *Rhizomorpha* dont les filaments s'épanouissent en tubes qui produisent des échantillons bien développés quoique peu épais de *Polyporus sulfureus* Bull.

Lorsque l'un des mycéliums précédemment décrits donne naissance à un appareil différencié en hyménophore fertile ou non, ce dernier subit sous l'influence du milieu un grand nombre de variations dont nous allons maintenant nous occuper.

La Monographie des espèces récoltées dans les diverses cavités et l'exposé de quelques-unes de leurs déformations donnera idée de la physionomie particulière de ces champignons souterrains.

Dans l'exposé qui va suivre, nous avons suivi l'ordre général adopté par Saccardo (1) dans son *Sylloge fungorum* et, pour les espèces supérieures à basides, la classification établie par Patouillard dans son *Essai taxinomique des Hyménomycètes* (2).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES CHAMPIGNONS DES CAVERNES

La flore mycologique cavernicole est toujours en rapport avec les représentants de la surface du sol; mais, parmi les espèces de provenance le plus souvent proxime, nous retrouvons le plus fréquemment les représentants des mêmes genres. Quelques types seulement peuvent s'acclimater aux conditions nouvelles du milieu.

---

(1) Saccardo, *Sylloge Fungorum omnium hucusque Cognitorum* ,Douin, Paris, 1901).

(2) N. Patouillard, *Essai taxinomique sur la famille et les genres des Hyménomycètes*, 1900.

Nous donnons ci-après la liste des espèces déterminées, rencontrées dans les diverses grottes ou carrières souterraines, ces listes offrant un intérêt au point de vue de la répartition géographique. Nous donnons ensuite la monographie de ces espèces et leurs déformations.

Somme.

Refuges souterrains de Nahours.

Coriolus versicolor L.
Hypholoma fasciculare Huds.
Hypholoma appendiculatum Bull.
Crepidotus mollis Schæff.

Jura.

Grotte de Baume-les-Messieurs.

Bulgaria sarcoides Pers.
Stereum hirsutum Willd.
Hypholoma fasciculare Huds.
Coprinus micaceus Fr.

Environs de Paris.

Catacombes de Paris.

Isaria sp. nov.
Peziza venosa Pers.
Bulgaria sarcoides Pers.
Hymenochæte terrestris Pers.
Coriolus versicolor L.
Coriolus velutinus Fr.
Merulius tremellosus Schrad.
Crepidotus mollis Schæff.
Coprinus micaceus Fr.

Carrières de Romainville.

Peziza venosa Pers.
Hymenochæte ferrugineum Bull.
Schizophyllum commune Fr.
Psalliota campestris L.
Crepidotus mollis Schæff.
Coprinus comatus Fl. Dan.
Coprinus micaceus Fr.

Carriere Leclerc a Montreuil.

Bulgaria sarcoides Pers.
Coriolus versicolor L.
— *hirsutus* Fr.
Hymenochæte terrestris Ehrh.
Psalliota campestris L.
Coprinus digitalis Batsch.
Coprinus radians Desm.

Carrière des Beaumonts, a Montreuil.

Peziza varia Bull.
Coriolus velutinus Fr.
Ceriomyces terrestris Schultz.
Hymenochæte ferrugineum Bull.
Hymenochæte terrestris Ehrh.
Coprinus digitalis Batsch.
— *micaceus* Fr.
— *deliquescens* Bull. var. sp.!

Carrières des Savarts, a Chatillon.

Nombreux myceliums indéterminables.
Peziza vulgaris Fr.
Stereum sp. !
Helotium Pers.

Nogent-sur-Marne.

Pholiota Ægerita Fr.

Carrières abandonnées de Champigny.

Coriolus déformés.
Coprinus micaceus Fr.

Yonne.

Grottes de la vallée de la Cure.

Peziza cupularis L.
Tuber brumale Witt.
Stereum hirsutum Willd.
Mycena vulgaris Pers.

Saône-et-Loire.

Mines de schistes de Comaille, près Autun (profond. 50 m.)

Stereum hirsutum Fr.
— forme { *Cyathiformis.*
Ramosa.
Foliacea
Leucoporus brumalis Pers.
Lenzites betulina Fr.
— — var. *resupinata* Roum.
Physisporus medulla panis Fr.
Irpex paleaceus Fr.
Coriolus velutinus Fr.. var. *Lutescens* Pers.
Coriolus versicolor L. — Grand nombre de formes.
Dædalea quercina Pers., var. *resupinata.*
Hymenochæte ferruginea Bull.
— *palmata* Fr.
Lentinus tigrinus Bull., var. *Pileata* Gill.
— — *tubæformis* Gillot.
— — *clavariæformis* Gillot.
— — *cryptarum* Roum.
Inocybe relicinus Fr.

Mines de schistes des Thélots, près Autun.

Leptoporus molluscus Fr.
— *destructor* Schrad.
Physisporus medulla panis Fr.
Coriolus versicolor L.
— *hirsutus* Fr.
— *velutinus* Fr.
Trametes Gibbosa Pers.
Ungulina Gillotii Roum.
Ungulina annosa Fr.
Schizophyllum commune Fr.
Collybia platyphylla Pers.
Pleurotus ostreatus Fr.
Crepidotus mollis Schaeff.
Hypholoma fasciculare Huds.
Nombreux mycéliums.

Mines de schistes de Ravelon, près Autun (profond. 150 m.).

Bulgaria sarcoides Pers.
Stereum hirsutum Willd.
Polyporus sulfureus Bull.
Leptoporus molluscus Fr.
— *destructor* Fr.
Trametes gibbosa Bull.
Coriolus versicolor L.
— *hirsutus* Fr.
— *velutinus* Fr.
— *lutescens* Pers.
Irpex paleaceus Fr.
Xanthochrous rheades Pers.
Ungulina Gilloti Roum.
— *annosa* Fr.
Merulius tremellosus Fr.
Collybia platyphylla Fr.
Pleurotus ostreatus Fr.
Hypholoma fasciculare Huds.
Crepidotus mollis Schaeff.
Coprinus atramentarius Bull.
— *deliquescens* Bull.
Rhizomorpha, *Byssus*, etc.

Lozère.

GROTTES ET AVENS DES CAUSSES MÉJEAN ET DE SAUVETERRE.

Mucor mucedo Barny et Wor.
Peziza scutellata L.
Aven de 60 mètres.
Ascobolus vinosus Berk.
Aven de la Barelle.
Mitrula paludosa Fr.
Aven des Trois-Femmes-Mortes.
Corticium lacteum Fr.
Aven de 30 m. de profondeur.
Gymnosporangium clavariæformis Jacq.
Hymenochæte ferruginea Fries.
Marasmius fœtidus Sow.
Grotte d'Inos, av. du Pont-Sublime.

Marasmius rotula D. C.
Nombreux avens 60 m., 30 m.
Collybia cirrhata Schum.
Aven de la Barelle, 35 m. profond.
Mycena vulgaris Fr.
Mycena hiemalis Ketz.
Rencontré à 30-50-60 m. de profond.
Mycena filopes Bull.
40 m. profondeur.
Schizophyllum commune Fr.
Armillaria mellea Fr.
30 m. profondeur.
Hypholoma fasciculare Hudson.

Tarn.

GROTTE DE POLYPHÈME.

Xylaria hypoxylon.
— *arbuscula* Succard.

Xylaria polymorpha.
Geoglossum sp. !

GROTTE DU CALEL.

Peziza sp. !

Clavaria muscoides L.

GROTTE DE CAMBOUNES.

Peziza fructigena Bull.
Xylaria polymorpha.

Agaricus sessilis Bull.
Clavaria muscoides L.

Lot.

GOUFFRE DE PADIRAC.

Licea vernicosa.
Peziza elatum.
Helvella lacunosa Afr.
Xylaria hypoxylon.
Corticium serrulatum L.
Stereum hirsutum Willd, var. *luteum.*

Coriolus versicolor L.
— *zonatus* Fr.
Mycena acicula Schæff.
Crepidotus mollis Schæff.
Hypholoma fasciculare Huds.
Coprinus micaceus Fr.

Gard.

MINES DE LA MOLIÈRE-SUR-CERZE.

Trichoderma viride.
Hypocrea sp. !
Stereum hirsutum Willd.
Polyporus sulfureus Bull.
Coriolus versicolor L.

Trametes medulla panis Fr.
Merulius tremellosus Schrad.
— *molluscus* Fr.
Crepidotus mollis Schæff.
Coprinus atramentarius Bull.

Hérault.

GROTTE DE LA MADELEINE.

Il semble que la présence presque constante de l'acide carbonique soit un obstacle au développement des Champignons. Nous n'avons rencontré que : *Peziza fructigena* Bull.

Haute-Garonne.

Galeries souterraines des thermes de Bagnères-de-Luchon.

Athelia argentea Pers.
Hypha flabellata Pers.
Stemonitis Fourcadi Raing.
Lenzites betulina L., forme *resupinata* Roum.
Phylacteria palmata Fr., var. *cryptarum* Roum.
Phylacteria anthocephala Fr.
— *pannosa* Fr.
Phylacteria laciniata Pers.
— *pannosa*, forme *anomala*.
— *thermalis* Roum.
Merulius melanocerus Mont.
Schizophyllum commune Fr., var. *gigantea* Roum.
Phellinus cryptarum Bull.
Coprinus ephemerus Bull.
— *Filholii* Roum.

Charente.

Grotte de Larochefoucault.

Melanopus squamosus Fr.
Coprinus !

Italie.

Grottes des environs de Bologne.

Geoglossum sp. !
Grotte de l'Acqua-Fredda.
Xylaria hypoxylon.
Grotte de la Croara.
Pleurotus ostreatus Fr.
Grotte de la Croara.
Coprinus deliquescens Bull.
Grotte de la Croara.

Colli Berici, Vicentin.

Merulius tremellosus Schrad.
Cogolo delle Pietre del Cavalo.
Mycena vulgaris Pers.
Grotte della Mura.
Mycena acicula Schæff.
Grotte de la Guerra.
Omphalia pseudoandrosarum Bull.
Grotte della Mura.
Coprinus radians Desm.
Grottes de Costozza.
Coprinus digitalis Batsch.
Gogolo delle Tette et de la Guerra.

Autriche.

Grotte de Kielessiuska Jama, près d'Adelsberg (Aven de 50 m. de profond.).

Polyporus résupinés.
Hypholoma fasciculare Huds.
Hypholoma appendiculatum Bull.

Grotte de Saint-Canzian.

Leptoporus adustus Willd.
Phylacteria caryophyllea Pers.

Grotte d'Ottoh.

Lenzites abietina Bull.
Lentinus tigrinus Bull.
Crepidotus mollis Schæff.
Mycena vulgaris Pers.
Mycena acicula Schæff.
— *galericulata* Scop.
Coprinus sp. !

Grottes de Luegger et d'Adelsberg.

Rhizomorpha subterranea Pers.
Fibrillaria subterranea Pers.
Hypha argentea Pers.
Hypoxylon vulgare Pers.
Perichæna incarnata Pers.
Diderma nigripes Fr.
Stemonitis fusca Pers.
Coriolus velutinus Fr.
— *Vallantii* Fr.
Lenzites abietina Bull.

Lenzites sepiaria Fries.
Typhula erythropus Fr.
Hymenochæte rubiginosa Schrad.
— *sanguinolenta* Hf. et Schw.
Crepidotus mollis Schæff.
Mycena myurus Hoff.
Hypholoma appendiculatum Bull.
Coprinus petasiformis Corda.
— déformés en massues.
— *digitalis* Batch.
Ozonium stuposum. Pers.

Amérique.

Grottes de la Mammouth-cave et de Luray-Caverne.
(Espèces identifiées par Howey et le professeur Farlow.)

Mucor mucedo Barny et Wor.
Zasmidium cellare Fr.
Gymnoascus setosus Eidam Washington, Hall.
Sporotrichum densum Link., sur Crikets.
— *flavissimum* Link.
Laboulbenia subterranea, sur *Anophtalmus.*
Cœmansia sp. ! Wash. Hall.
Papulspora.
Bouderia sp. !
Pezize stérile décolorée.
Stemonitis ferruginea.
Ozonium auricommum Link.
Rhizomorpha molinaris, phosphorescent.
Agaricus, stérile.

§ II. — Étude systématique des espèces souterraines déformées.

1° Ascomycètes.

Les Champignons Ascomycètes sont représentés par des espèces peu variées, et en général peu déformées; nous ne citerons ici que celles présentant un intérêt véritable.

Isaria.

Une espèce de ce genre a été trouvée vivante en parasite sur un *Quedius mesomelinus* récolté à l'obscurité totale dans les catacombes de Paris. sous la rue de la Tombe-Issoire.

Le corps du Coléoptère était hérissé d'une quinzaine de filaments à stipes légèrement recourbés d'un jaune verdâtre, très peu prononcé. Ceux du dos étaient attachés au niveau de l'articulation du thorax avec l'abdomen, vers le milieu de la ligne médiane et sur les parties latérales. Ceux de la face inférieure beaucoup plus grêles, mais plus allongés, étaient répandus un peu partout; la tête et les pattes en étaient dépourvues.

N'ayant découvert ce Champignon qu'après la mort de l'hôte, nous n'avons pu en suivre le développement. Ces productions, dont la longueur totale est de 45 millimètres, ont une largeur d'un demi-millimètre à la base, qui est renflée et pénètre dans le corps de l'animal en traversant les téguments. Des parties

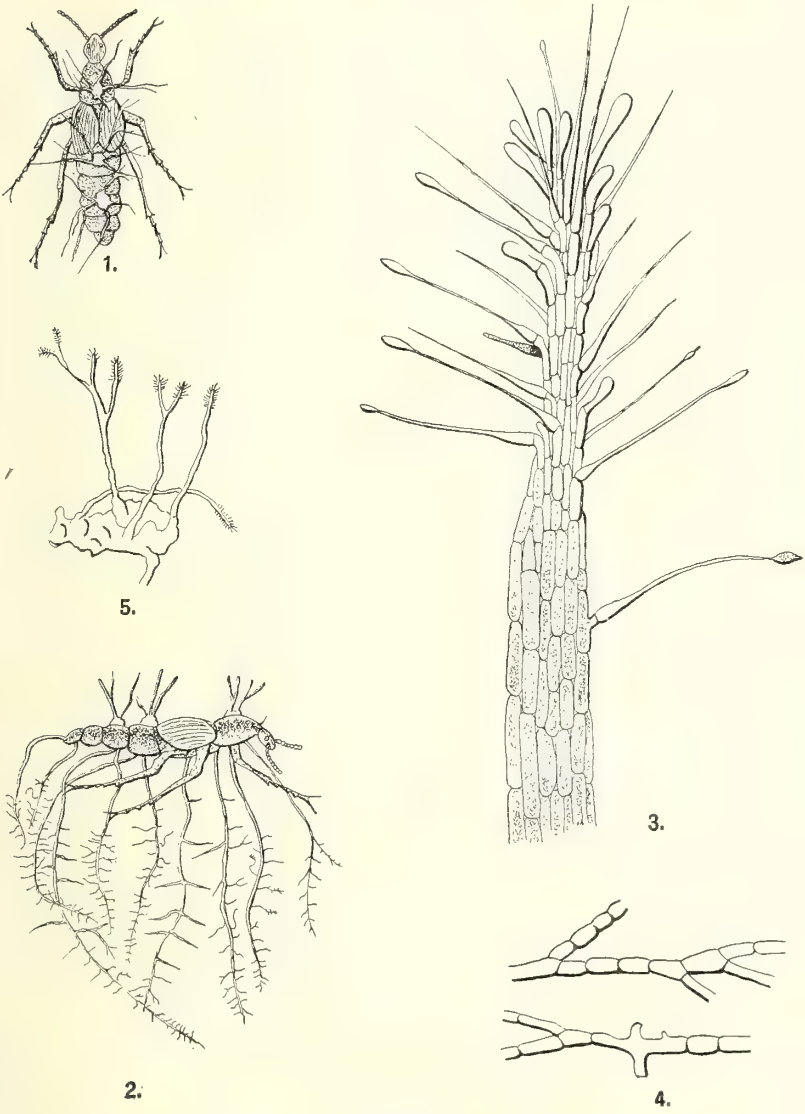


Fig. XVII.

Isaria Guignardi sur *Quedius mesomelinus;* 1, touffes mycéliennes sur la partie dorsale de l'animal; 2, localisation des filaments fertiles et myceliens; 3, éléments corémiés portant les conidiophores. Gr. 800 diam.; 4, constitution des hyphes aux points d'insertion sur la cuticule du Coléoptère. Gr. 800 diam.; 5, une des touffes supérieures. Gr. 20 diam.

terminales et perpendiculairement aux stipes, qui, à cet endroit, mesurent 40 μ, partent des rameaux secondaires fins et courts.

Le conidiophore est constitué par des cellules aplaties très serrées, brunâtres, peu granuleuses, ayant de 12 à 16 μ de longueur sur 3 à 4 de largeur ; elles sont associées en longs filaments parallèles.

Les rameaux secondaires prennent naissance par bifurcation directe : deux rameaux sont souvent opposés ; ils sont constitués par 2 à 4 rangées de cellules à parois plus minces que celles du stipe ; les plus grandes ont un diamètre de 2 μ, 8, les plus petites atteignent 2 μ, 3.

La partie terminale de ces rameaux est effilée et les cellules de bordure replient leur extrémité supérieure vers l'extérieur en se coudant presqu'à angle droit, et c'est sur ce réceptacle que naît le poil porteur de conidies.

Quelques-unes des cellules des rameaux ne s'allongent pas ; elles restent stériles et prennent alors une forme en massue, ce qui donne à la partie terminale des filaments l'aspect d'un bouquet en éventail où se trouvent des stérigmates effilés stériles.

Les filaments conidiens naissent autour du stipe en formant des verticilles, ils sont allongés (55 μ) et ont à la base un diamètre de 6 à 8 μ ; ils paraissent hyalins et leurs parois portent de très fins tubercules.

Peu nombreuses et isolées, les conidies sont de forme elliptique ; elles ont 7 μ de longueur sur 2 μ de largeur ; ni granuleuses, ni huileuses, elles sont totalement dépourvues de matière mucilagineuses, incolores et transparentes.

Robin (1), dans son ouvrage sur les végétaux parasites, a donné le dessin d'une chenille portant des stipes ressemblant à notre espèce et qu'il a désignés sous le nom de *Stilbum Buquetti* Mont et Ch. R.

Nous avons ici affaire à un *Isaria* , c'est-à-dire à une forme agrégée d'une *Mucédinée*.

L'allure générale de notre espèce la rapprocherait du genre *Acrostalagmus* dont on a trouvé des formes corémiées (1).

---

(1) Ch. Robin, *Végétaux parasites*. Paris, 1853, Atlas, pl. VIII et IX.

Nous classerons cet échantillon, non dans le genre *Verticillium*, aux formes parfois corémiées, quoiqu'il s'en rapproche par ses filaments fertiles, droits, non colorés en noir et terminés par des conidies solitaires non mucilagineuses (2), car ce genre s'applique de préférence aux parasites végétaux, mais plutôt dans le genre *Isaria* qui renferme plus spécialement les parasites animaux (3).

Nous avons donc affaire à une forme nouvelle d'*Isaria* répondant à la diagnose suivante et que nous appellerons *Isaria Guignardi* (fig. XVII).

Diagnose.

Mycélium blanc verdâtre, peu rameux, cloisonné, formé de cellules de 14 μ de large. Filaments corémiés conidiophores, dressés, à rameaux verticillés aigus au sommet, terminés par des cellules stériles en massues. Conidies solitaires et hyalines de 7 μ de long sur 2 μ de large, portées par un pédicelle de 55 μ. Espèce parasite du *Quedius mesomelinus*.

Localité : Catacombes de Paris.

Nous trouvons dans cet ordre des Ascomycètes, un certain nombre de formes restées normales (*Mitrula paludosa* Fries., *Gymnosporangium clavariæforme* Jacq., *Helvella lacunosa* Afz. *Peziza vulgaris* Fr., *Peziza fructigena* Bull., *P. elatina* A. et G., *P. cerina* Pers., *Ascobolus vinosus* Berck.). Certaines présentent un allongement énorme de leur appareil végétatif. (Nombreuses formes de *Xylaria*.) Enfin il en existe quelques-unes présentant de nombreuses déformations. Ainsi *Peziza varia*, toujours stérile, montre tous les termes de passage entre la variété d'Hedwig et celle de Brésadola. Quelques types n'éprouvent qu'une atténuation de couleur (*Peziza scutellata* L.). Enfin les genres suivants nous ont montré des types assez intéressants pour être décrits ici.

---

(1) Eidam, *Ueber Beobacht. an Schimmelpilzen*. 58 Jahresb. der. Schlesisch. Gesellsch. f. Vaterländische Cultur, 1880, p. 137.

(2) Gasparini, *Polymorphisme des Hyphomycètes* (Atti della Soc. Toscane di Sc. nat., VI, 87, 1889, p. 20-26).

(3) Costantin, *Les Mucédinées simples*. Paris, 1888, p. 114.

Hypocrea.

On sait que le genre *Hypocrea* présente un dimorphisme bien établi (1). Nous rencontrons le plus souvent dans les cavités la forme conidienne *Trichoderma*, parasite de différentes *Polyporées*.

Nous avons observé sur *Stereum hirsutum* Willd., un *Hypocrea* formé par un disque plan de un demi-millimètre, sessile (fig. XVIII, 1) dépourvu de poils et couvert d'ostioles espacées, visibles seulement à la loupe (fig. XVIII, 1).

Cette forme toute noire ne semble se rapprocher, abstraction faite de sa couleur, que de *Hypocrea rufa* Sacc., dont nous retrouvons la forme conidienne dans la plupart des mines ou cavernes (*Trichoderma viride*).

Par suite sans doute de l'influence du milieu, les échantillons ont bien donné un stroma pourvu de périthèces, mais ces derniers sont dépourvus de leurs asques. Une coupe longitudinale (fig. XVIII, 2) montre un nombre restreint de périthèces tapissés de filaments conidiens à conidies terminales petites et rondes (fig. XVIII, 3).

Nous donnons ci-après la diagnose de la forme cavernicole de cet *Hypocrea* :

Stroma charnu, arrondi, dépourvu de stipe, en disque circulaire de un demi-millimètre de diamètre, couleur noire, périthèces espacés, remplis de conidies isolées, terminales, rondes de 5 μ de diamètre.

En groupe sur la face supérieure de *Stereum hirsutum* Willd.

Localités : Mines de Molière (Loire), mines de schistes d'Autun (Saône-et-Loire).

Laboulbéniacées.

En 1898, Istvanffi (2) a signalé pour la première fois une

---

(1) G. Atkinston, *On the structure and dimorphism of Hypocrea tubæformis* (The botanical Gazette, 1891, p. 282). — N. Patouillard, *Étude des Hypocréacées* (Bull. Soc. mycol. de France, 1890, p. 107.

(2) Gy de Istvanffi, *Eine auf höhlenbewohnenden Käfern vorkommende neue Laboulbeniaceæ* (Ann. d. Mus. nat. de Buda-Pest, 1896).

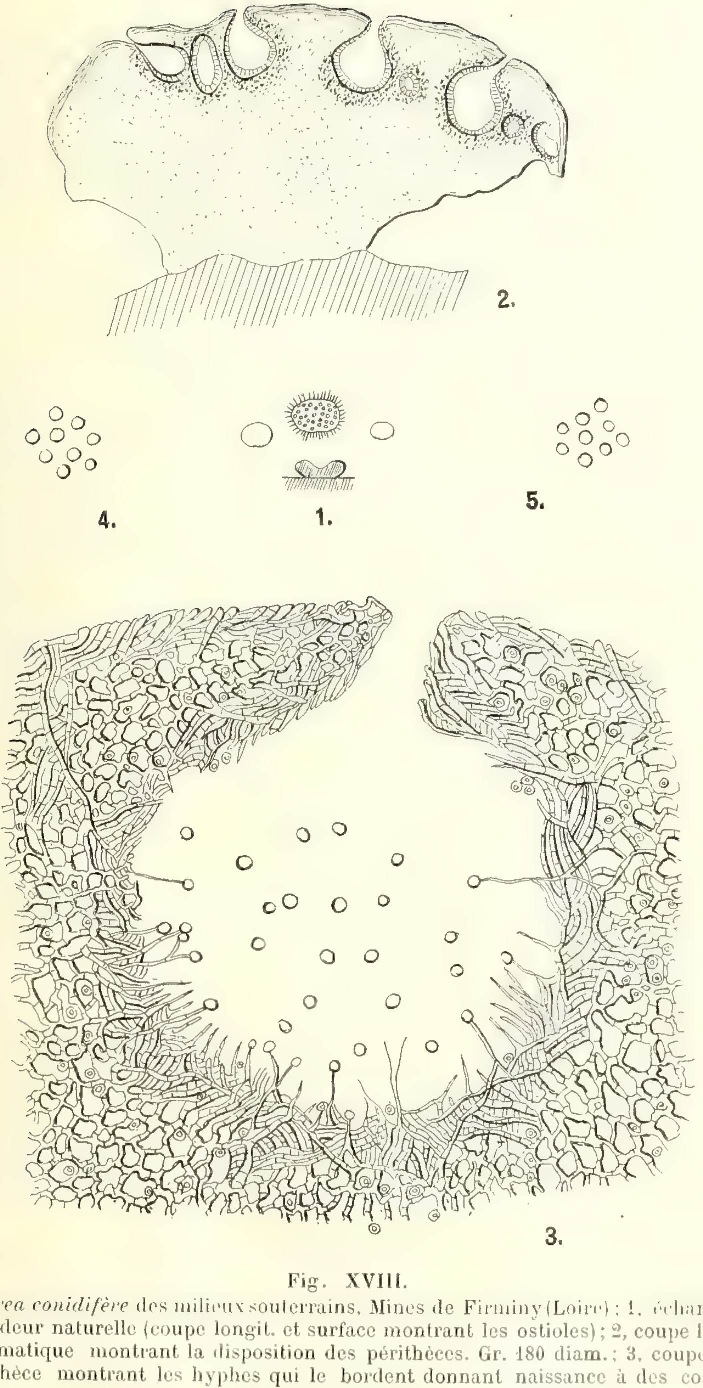


Fig. XVIII.

Hypocrea conidifère des milieux souterrains, Mines de Firminy (Loire) ; 1, échantillon grandeur naturelle (coupe longit. et surface montrant les ostioles) ; 2, coupe longit. schématique montrant la disposition des périthèces. Gr. 180 diam. ; 3, coupe d'un périthèce montrant les hyphes qui le bordent donnant naissance à des conidies terminales. Gr. 450 diam. ; 4, conidies de la forme Trichoderma viride, état conidien d'un Hypocrea, commun dans les cavernes et mines souterraines. G. 450 diam. ; 5, conidies des perithèces figurés en 3. Gr. 450 diam.

Laboulbéniacée cavernicole, parasite du thorax et des élytres du *Pristomychi cavicolæ*, in antro-Raduæ, des cavernes de Hongrie. Elle se distingue de ses congénères par sa taille atteignant sur des sujets adultes, 1 μ, 200 et se présente alors sous la forme de poils jaunes.

Cette espèce, dont l'auteur a donné la diagnose sous le nom de *Laboulbenia gigantea*, ne serait pour Thaxter (1) qu'une modification de *Laboulbenia elongata*.

Peut-être doit-on rattacher à la même famille les productions observées sur le corps des criquets des cavernes (*Hadenœcus subterraneus*) décrites par Hubbards (2). Les *Anophtalmus* de la Mammouth cave ont également montré à Hovey et Carter les *Laboulbenia subterranea* et *L. tellkamfii* (3). Pour notre part nous avons à plusieurs reprises observé des espèces de filaments pluricellulaires, jaunâtres sur le corps de différents *Niphargus*, mais ces filaments toujours stériles n'ont pu être identifiés. Sur des centaines de *Niphargus* souterrains observés, aucun n'a présenté d'exemplaires fertiles susceptibles d'être rapportés sans hésitation à ce groupe.

2° BASIDIOMYCÈTES.

Les Champignons Basidiomycètes sont plus nombreux que les Ascomycètes et parmi eux ce sont les espèces porées qui dominent.

Sterum hirsutum Willd.

Cette espèce est représentée par des échantillons toujours stériles, réduits, étirés et résupinés (*Forma foliacea* Roumg.) et dont l'hyménium présente fréquemment d'élégantes laciniures, grêles et divisées en lobes nombreux (*Forma Striato-foliacea* Roumg., fig. XVIII *bis*, 2).

Il en est enfin qui ont une apparence pezizoïde, pédonculés à chapeau entier ou lacéré et présentant un hyménium arrondi creusé en entonnoir (*Forma cyathiformis* de Gillet (1), fig. XVIII, *bis*, 1).

---

(1) R. Thaxter, *Contribution Towards a monograph of the Laboulbeniaceæ* (Mem. of the Boston Ac. of Sc., 1895, p. 312). — *Preliminary diagnoses of new species Laboulbeniaceæ* (Proc. of the Amer. acts of Arts and Sc., 1899-1900).

(2) Hubbards, *American Entomologie*, III, 1856.

(3) Hovey (H. et C.) et Ellsworth Call, *The Mammouth cave of Kentucky* (Guide de la Grotte. Fauna et Flora, 1897).

Tous ces échantillons régulièrement striés sur les bords sont d'un jaune orange vif, à marge blanchissante.

C'est le groupe des Porées qui fournit les plus nombreux individus : leurs déformations parallèles pour toute la série, sont considérables ; nous donnerons ci-après la description de quelques-unes des espèces les plus caractéristiques au point de vue des déformations cavernicoles.

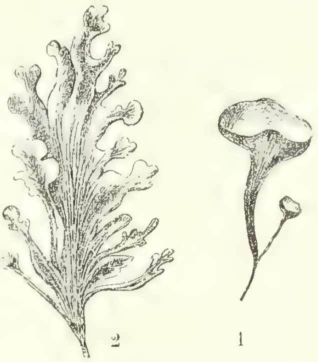


Fig. XVIII *bis*.
1. *Stereum hirsutum* Willd. forma *cyathiforme*, mines de Firminy (Loire) ; 2, *Stereum hirsutum* Willd. forma *striato-foliaceum*, dessiné au quart.

Polyporus sulfureus Bull.

De toutes les espèces rencontrées dans les cavités, le *Polyporus sulfureus* Bull. est une des plus répandues. Elle y présente un polymorphisme qui donne naissance à de nombreuses formes particulières.

C'est ainsi que l'on peut admettre avec Quélet (2) que le *Boletus ramosus* Bull. (planche 148) retrouvé plusieurs fois en Belgique, n'est qu'une simple variété de cette espèce. Ces échantillons rameux rappellent ceux décrits par Van Bambeke (3) provenant des mines de Patience à Glain (Belgique) ou par Sorokine (4) pour des formes asiatiques. Nous avons nous-même fréquemment rencontré cette déformation ; mais, quoi qu'en dise Bulliard (1) dans l'explication de ses planches,

---

(1) Gillet, *Hym. de Fr.*, Paris, 1878, p. 747.

(2) Quélet, *Flore mycologique de France et des pays limitrophes*, Paris, 1888, p. 387. Interprétation des planches de Bulliard.

(3) C. Van Bambeke, *Sur un exemplaire monstrueux du Polyporus sulfureus* (Bull.) Fries (Bull. Soc. mycol. de Fr., t. XVIII, 1er fasc., 1902, p. 54, 3 pl.).

(4) Sorokine, *Matériaux pour la Flore cryptogamique de l'Asie centrale* (Rev. mycol., 1890, p. 51, 1 pl.).

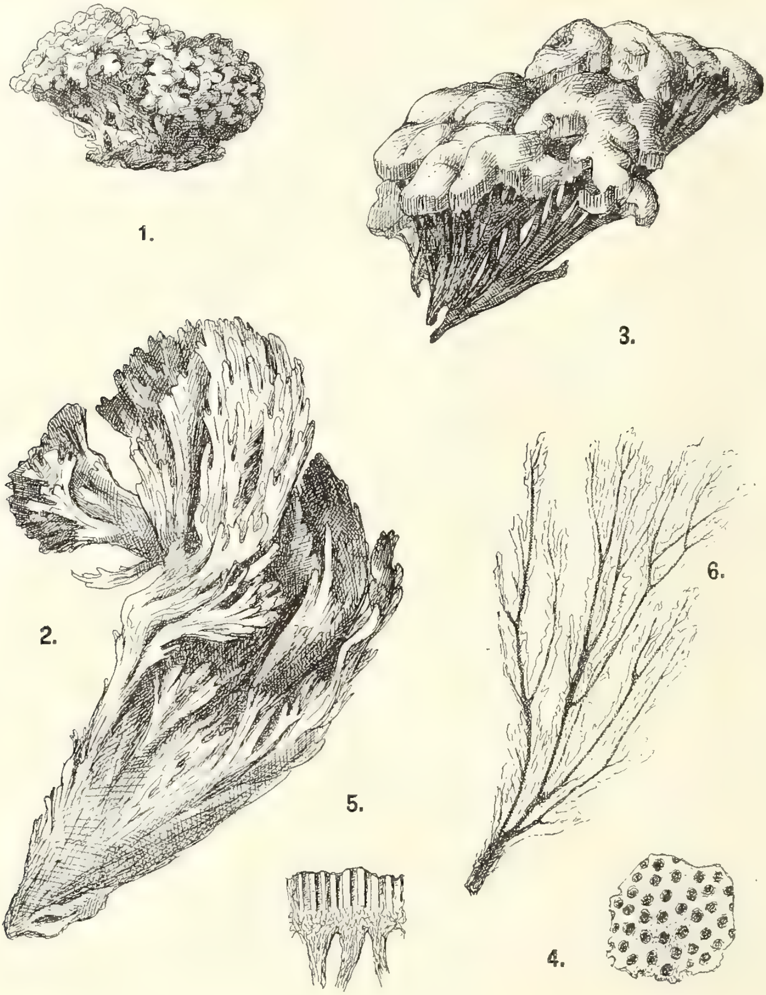


Fig. XIX.

Formes cavernicoles du *Polyporus sulfureus* Bull.; 1, Ptychogaster; 2, forme en byssus, dont les hyphes à la périphérie renferment des conidies endogènes; 3, *Rhizomorpha* s'épanouissant en tubes normaux; 4, pores des tubes de la forme précédente; 5, coupe montrant la relation entre les tubes et les filaments du *Rhizomorpha* qui lui ont donné naissance; 6, mycélium membraneux rappelant les *Athelia*.

nous n'avons pu le découvrir dans les stations souterraines des environs de Paris.

---

(1) Bulliard. « On m'a assuré, dit cet auteur, l'avoir vu nombre de fois dans les carrières des environs de Paris. » *Hist. des Champignons.*

En observant les échantillons sur place, nous avons pu saisir les termes de passage entre des types souvent très éloignés et qui à première vue ne paraissent pas dériver d'une souche commune. Le mycélium toujours développé à la surface du sol, prend ici une grande extension aux dépens du réceptacle qui n'apparaît que rarement. Il se présente sous les aspects suivants. 1° Mycéliums en byssus ; *Rhizomorpha*, réceptacles stériles.

Les mycéliums byssoïdes les plus fréquents se présentent en échantillons dressés, ou rampants, renflés à la base, à expansions molles, étendues, rayonnant de tous côtés et affectant une forme coralloïde. Ils sont formés de filaments arrondis, adhérents, serrés, renflés légèrement à la partie supérieure, tandis que leurs bords sont neigeux et rigides.

Ces rameaux sont digités, irrégulièrement divisés ; ils atteignent une hauteur moyenne de 10 centimètres, sur une étendue qui peut excéder 30 centimètres carrés. Leur couleur est brun très clair (fig. XIX, 2).

Ces formes peuvent se réduire davantage et ne constituer que de minces plaques foliacées blanches, parcourues de nervures larges de 1 à 2 millimètres de couleur brun jaunâtre (fig. XIX, 6).

Ces byssus se composent de filaments cellulaires d'un diamètre de 4 à 5 μ qui forment à la base un tissu continu, intermédiaire par sa constitution entre le mycélium et le réceptable et qu'Hartig appelle « *tissu spongieux* ». Ces cellules ont des parois minces qui ne s'épaississent que beaucoup plus tard. Elles ne présentent que rarement les inflexions brusques à angles droits signalées par de Seynes (1) ; elles ont un diamètre de 4 à 5 μ et une longueur de 12 à 15 μ et même 35 μ. Quelques-unes ont leur contenu granuleux, tandis que d'autres ont un protoplasma naturellement invisible et qu'il est nécessaire de mettre en évidence par l'eau iodée (fig. XX, 1).

Les filaments terminaux un peu plus larges sont fertiles et donnent naissance à des conidies endocellulaires. Sur le trajet de ces hyphes, à leur extrémité, se forme en plusieurs points une condensation protoplasmique, qui se recouvre ensuite d'une membrane cellulosique pour former autant de conidies dont les parois peu épaisses, lisses et réfringentes se soudent latéralement avec la membrane mince de le cellule mère. Ces conidies ayant 5×6 μ sont subglobuleuses, leur contenu est parfois très légèrement granuleux. On les voit toujours se former dans les filaments à parois minces, c'est-à-dire dans les mycéliums jeunes où elles donnent naissance à des chapelets analogues à ceux décrits et figurés par de Seynes, planche IV, fig. 5, mais où les éléments sont plus nombreux (6 à 10) et sans séparations transversales (fig. XX, 2 et 3).

---

(1) De Seynes, *Recherches pour servir à l'histoire naturelle des végétaux inférieurs*, Paris, 1888. *II. Polyporus*.

Lorsque l'humidité atmosphérique diminue, les filaments mycéliens se contractent et se groupent en grosses cordelettes et produisent une forme encore plus condensée : *le Rhizomorpha*. Ce dernier forme un réseau de cordons noirâtres, grenus à la surface, blancs à l'intérieur, ramifiés anastomosés, d'où s'échappent de fines divisions comme des radicelles qui portent çà et là quelques nodosités. Ces *Rhizomorpha* se dressent et s'épanouissent bientôt en un réceptacle variant d'épaisseur suivant les individus. Le plus souvent il est réduit à une couche de tubes très serrés de un demi à 2 millimètres de hauteur, dont les pores sont imperceptibles, tandis que la trame située entre ces derniers est fréquemment hérissée de petites houppes de poils (fig. XIX, 3). Les caractères généraux : odeur particulière, légèreté de l'échantillon, couleur jaune citrin safrané par places, permettent l'identification avec le *P. sulfureus* Bull.

Les hyphes dont les parois sont brun noirâtres sont très serrées à la périphérie, ils deviennent de plus en plus lâches à mesure qu'ils gagnent le centre (fig. XX, 5). Nous n'avons jamais constaté de conidies sur ces types rhizomorphiques, même lorsqu'ils étaient dépourvus de réceptacle.

L'hyménophore, qui prend naissance par épanouissement de ces *Rhizomorpha*, est constitué par une trame formée de fins filaments (diamètre 3, 4 ou 5 μ) ramifiés en tous sens. Ces hyphes viennent se terminer dans les tubes qui sont uniquement conidifères. Chaque filament cellulaire se renfle à son

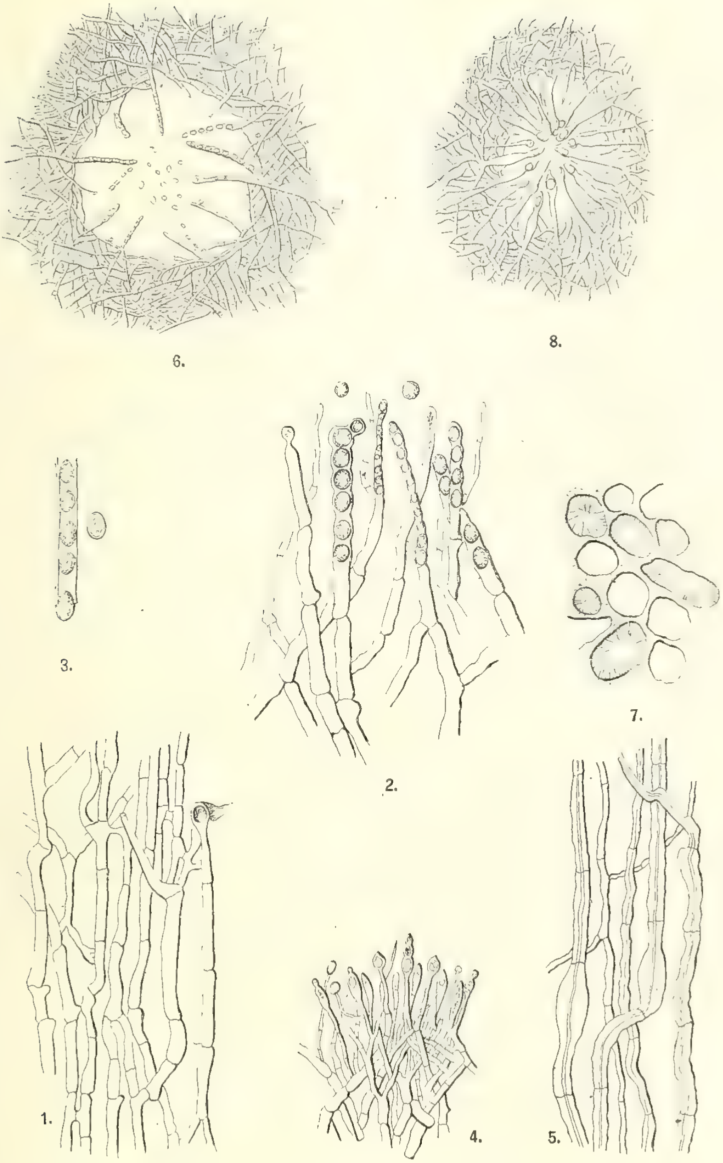


Fig. XX.

Polyporus sulfureus (Bull.) Fries ; 1, hyphes des mycéliums en byssus. Gr. 500 diam.; 2, hyphes terminales de mycéliums byssoïdes renfermant des files de conidies endocellulaires. Gr. 550 diam.; 3, déhiscence d'un filament conidifère de la figure 2. Gr. 550 diam. ; 4, conidies nées dans des cellules en forme de basides à la surface des chapeaux ou sur les Ptychogasters. Gr. 550 diam.; 5, hyphes constituant les Rhizomorpha. Gr. 550 diam. ; 6, coupe transv. d'un des tubes résultant de l'épanouissement des filaments rhizomorphiques. Ce dernier montre des conidies endocellulaires comme celles des mycéliums byssoïdes. Gr. 550 diam. ; 7, coupe schématique transv. d'un échantillon poré, conidipare. Les filaments conidiens rayonnent obstruant les tubes. Gr. 50 diam. ; 8, un des tubes précédent montrant les conidies terminales dans des cellules en forme de basides. Gr. 420 diam.

extrémité et, dans l'ampoule ainsi formée, se développe une conidie, au-dessous de laquelle on en distingue jusqu'à 10 de forme, taille et constitution semblable à celles du mycélium byssoïde. Les filaments fertiles, par leur déhiscence, rejettent les conidies endocellulaires dans l'intérieur des tubes (fig. XX, 6) d'où elles sortent par les pores normaux situés à la face supérieure.

Dans les galeries moins profondes, mieux aérées, et sèches, le mycélium s'atrophie au bénéfice de l'hyménophore qui prend la forme en raquette figurée par Bulliard et de Seynes ; mais les tubes sont développés à la partie supérieure des individus et fréquemment plusieurs échantillons se superposent. Quand les échantillons prennent naissance à la voûte sur le passage des suintements, les hyphes contournent l'endroit du passage des gouttelettes d'eau qui empêchent leur développement d'une façon mécanique. Il en résulte de longues stalactites creuses à parois minces de un demi-centimètre de diamètre sur 5 à 6 centimètres de longueur et dépourvues d'hyménium.

Ces échantillons conservent leur couleur citrine et leur odeur normale, les plus altérés devenant brun-chocolat. La trame ne montre pas de variations histologiques ; mais les tubes développés irrégulièrement sont stériles, ou conidifères (fig. XX), les filaments de bordure rayonnent jusqu'au centre, obstruent le tube et donnent chacun naissance à une conidie terminale de 5 μ ronde et à parois minces (fig. XX, 8).

Dans certains petits individus irréguliers, mamelonnés, souvent apores, les conidies se développent à la surface. Une coupe longitudinale montre la trame formée au bord de filaments à articles courts de 6 à 8 μ sur 3 μ, qui s'amincissent, sortent en dépassant la cuticule, se dilatent et prennent la forme d'une baside. Chacune de ces cellules conidifères peut contenir de 1 à 3 conidies. On trouve également des conidies portées par de fins filaments ; elles sont rondes et terminées en pointe à leur partie libre. La taille de ces éléments est la même dans les deux cas (longueur 6 μ, diamètre 4 μ) ; elles ont des parois minces et sont incolores (fig. XX, 4).

Quant aux formes rameuses, elles sont rares, toujours peu développées, n'excédant pas 4 centimètres de longueur, peu rameuses, à branches irrégulières toujours terminées en pointes. Nous les avons constamment trouvées dépourvues de spores et de conidies. Mais M. Van Bambeke a signalé un échantillon présentant en même temps des conidies endocarpes et épicarpes (1).

Enfin nous avons rencontré des réceptables conidifères véritables. *Ptychogaster*, analogues à ceux qui ont été observés par de Seynes (2) chez cette espèce. Il s'agit de petites masses hémisphériques, de 3 centimètres de diamètre, hautes de 1 centimètre, sessiles, formées de nombreux filaments partant d'un point central de la base s'irradiant en éventail et s'épanouissant en des centaines de corpuscules irréguliers de 1 à 3 millimètres, de couleur brun jaunâtre (fig. XIX, 1).

Une coupe de ces corpuscules (Fig. XX, 4) composant ces masses en chou-fleur (fig. XX, 1) montre à l'extérieur des conidies isolées terminales renfermées dans des cellules en forme de basides rappelant les conidies épicarpes précédemment décrites (fig. XX, 4).

Melanopus Pat. (*Polyporus*) *squamosus* Fries.

Stipes volumineux à base renflée, affectant une forme sclérotique et se terminant par une courte colonnette de 8 centimètres pointue ou épanouie en un chapeau réduit à 2 centimètres, à bords frangés et à peine squameux. Les pores s'étendent sous le chapeau et sur tout le stipe. Ces tubes courts, le plus souvent dépourvus d'hyménium, montrent parfois de rares cystides et basides, en général stériles.

Leptoporus Quel.

Un certain nombre d'échantillons appartiennent à ce genre, ils sont tantôt normaux (*Leptoporus destructor* Fr.), parfois résupinés et stériles (*Leptoporus molluscus* Fr., *L. adustus* Willd.), parfois tout à fait déformés (*Leptoporus candidus* Speg.).

---

(1) Van Bambeke, *loc. cit.* Exemplaire monstrueux de *Polyporus sulfureus* Bull.

(2) G. de Seynes, *Les conidies du Polyporus sulfureus* Bull. *et leur développement* (Mém. Ac. des Sc., 1878).

Lenzites Fr.

Ce genre est représenté par *L. betulina* Fr. dont les déformations ont été rangées par Roumeguère sous le nom de var. *Resupinata*.

Mais le *L. abietina* Bull. est encore plus répandu dans des cavités très éloignées; nous l'avons rencontré en effet dans les grottes du Lot, du Jura, en France, et à Adelsberg et Ottoh en Autriche, avec des déformations analogues que nous décrivons ci-dessous.

Ce qui frappe lorsqu'on examine l'ensemble des récoltes, c'est la succession des types offrant tous les termes de passage des formes normales aux formes profondément modifiées.

Cette espèce est très polymorphe. Bulliard (1) a en effet décrit, sous le nom de *Cellularia cyatiformis*, une forme en entonnoir à lames extérieures, et Pokorny (2) a signalé dans la grotte d'Adelsberg, en 1853, le *Lenzites abietina* Bull. en échantillons si déformés qu'il était difficile de les déterminer. Il semble donc que dans cette grotte, cette espèce se soit reproduite depuis cette époque en conservant les caractères acquis. Les échantillons se développent sur la voûte, le sol, parfois même sur les parois, et dans ce cas les lames ont une tendance à se relever en faisant avec le chapeau un angle bien accentué. On trouve alors des lames sur les deux faces du chapeau.

La chair des échantillons est épaisse, spongieuse, boursouflée, d'un brun noirâtre. Leur couleur externe est un peu plus foncée que celle des individus récoltés à la surface du sol.

Les échantillons récoltés se rapportent à cinq formes dont nous donnons ci-après la description.

Type normal du genre. — Nous empruntons les descriptions suivantes à M. Patouillard(1) : « Chapeau subéreux ou coriace

---

(1) Bulliard, *Histoire des Champignons de la France*, Paris, 1780, planches 287-452, texte p. 495-414, t. II.

(2) V. Pokorny, *Uber die unterirdische Flora der Karst-Höhlen* (Verlandlung des Zoologisch-Botanischen. Vereines Wien, t. III, 1853, p. 14).

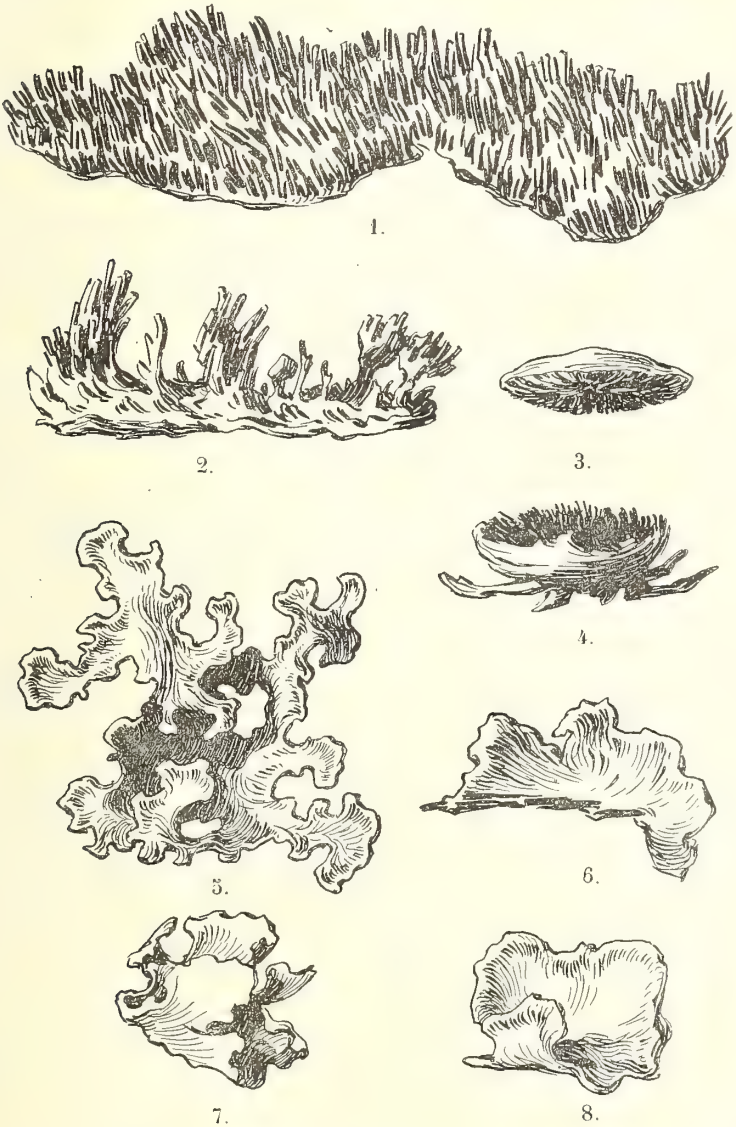


Fig. XXI.

Déformations cavernicoles de *Lenzites abietina* Bull. ; 1, forme se rapprochant le plus du type normal ; 2, lames développées par places et séparées par du parenchyme stérile ; 5, 6, 7, 8, forme stériles dépourvues de lames ; 3 et 4, calicules pourvus de lames rayonnantes.

---

(1) N. Patouillard, *Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes*, Paris, 1900, p. 87.

sessile ou stipité, ordinairement zoné, glabre ou villeux, trame pâle ou brune à hyphes épaisses et tenaces, ornements hyméniens disposés en lames rayonnantes plus ou moins anastomosées à la base.

Le chapeau est le plus souvent sessile et inséré sur le support par toute sa longueur, parfois il se rétrécit en arrière en un court tubercule stipiforme (*L. quercina* Bull.) ou se prolonge en un véritable pied latéral dressé et élargi en disque à la base (*L. Brasiliensis* Fr.). Dans *L. erubescens* Berk., *L. Guillemimiana* Lev., il y a un stipe central allongé donnant au Champignon l'aspect d'un agaric.

La face supérieure du chapeau est marquée de zones concentriques plus ou moins serrées, correspondant à des périodes successives d'accroissement ; elles sont rarement glabres et présentent alors une croûte peu marquée constituée par l'accolement des hyphes à l'aide d'une substance résineuse, colorée ; le plus souvent elle est rendue villeuse par des poils épars ou réunis en mèches, poils qui continuent directement les hyphes de la trame.

Basides claviformes à quatre stérigmates sur les deux faces des lames, tandis que la trame est toujours stérile. Cystides nulles ou délicates, ne dépassant guère la hauteur des basides. Spores incolores, lisses, ovoïdes ou cylindracées. »

TYPES CAVERNICOLES. — 1^re^ *Forme* : Échantillons de 2 à 3 centimètres de diamètre, groupés en touffes. Ils sont coriaces, minces, leurs bords sont enroulés et découpés, ils présentent un pied latéral. La face supérieure est couverte de poils allongés qui lui donnent son aspect feutré (fig. XXI, 5).

La coupe transversale des lames montre des basides stériles ; malgré toutes les coupes pratiquées, nous n'avons jamais rencontré ni spores ni conidies (fig. XXIV, 3).

La partie feutrée est formée de filaments très allongés échappés à la trame qui devient très serrée dans sa partie moyenne (fig. XXIV, 3).

2^e^ *Forme* : Échantillons disposés en plaques à contours irréguliers, formés par la réunion de plusieurs individus, couvrant jusqu'à 30 centimètres carrés et adhérant au bois par la face supérieure qui échappe ainsi à l'observation (fig. XXI, 1).

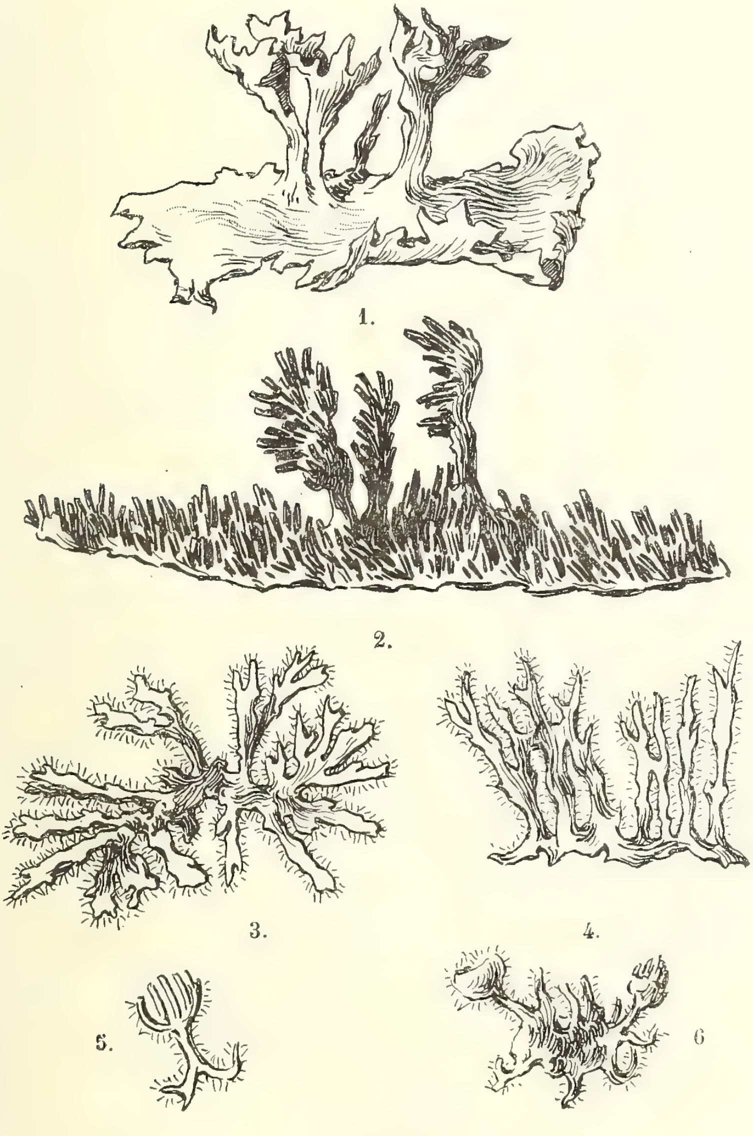


Fig. XXII.
Déformations cavernicoles de *Lenzites abietina* Bull. (suite). 1, 4, 3, transformation coralloïde des lames ; 2, prolifération donnant naissance à des lames pédonculées ; 6, cupules renfermant les lames stériles ; 5, coupe schématique d'une de ces cupules (reproduction grandeur naturelle).

La face inférieure présente des lames plus ou moins anastomosées, formant ainsi des zones circulaires de pores ou d'alvéoles séparés par des portions lamelleuses.

Les lamelles sont souvent réduites à l'état de languettes aiguës au sommet de un demi-centimètre et d'une largeur de 1 millimètre et demi, se contournant parfois sur elles-mêmes pour former des espèces de tubes à hyménium interne. Cette forme établit un passage aux *Polyporus* (fig. XXII, 3, 4).

Cette face inférieure peut devenir poreuse sur toute son étendue ; dans ce cas, ces pores conservent le plus souvent une orientation radiale décelant leur origine. Les languettes, tubes ou cylindres, tantôt droits, tantôt couchés, mais toujours parallèles, sont le plus souvent concrescents à leur base et font corps avec la trame principale du champignon. Les lames concentriques d'accroissement de la surface du chapeau sont peu marquées, seules quelques saillies marquent les points d'attache au substratum.

Dans quelques cas les individus peuvent atteindre 2 centimètres d'épaisseur, ils se développent sans orientation, accolés de façon bizarre et leurs lames sont enchevêtrées.

L'hyménium est réparti des deux côtés des lames, jamais sur la tranche, les basides toujours stériles sont allongées ; elles se renflent à l'extrémité et se transforment sur les bords du réceptacle en conidies terminales, véritable macroconidies (fig. XXIV, 2). De la périphérie des lames, s'échappent de nombreuses hyphes, constituant de véritable pinceaux de poils fins, très allongés, souvent remplis d'air.

Sur une coupe longitudinale du réceptacle passant entre les lames sans les intéresser, des filaments clairs très élancés se montrent du côté du chapeau ; la partie moyenne de la trame est formée de filaments serrés, dont quelques-uns coupés transversalement. Ils sont le plus souvent colorés en brun foncé, mais dénués de filaments plus gros, tels que ceux observés dans le parenchyme de *Lenzites erubescens* Berk. La partie interlamellaire est constituée par une couche de pseudo-hyménium, pourvu fréquemment de cystides incrustées que nous décrivons plus loin.

Dans les lames contournées en tubes, l'hyménium interne

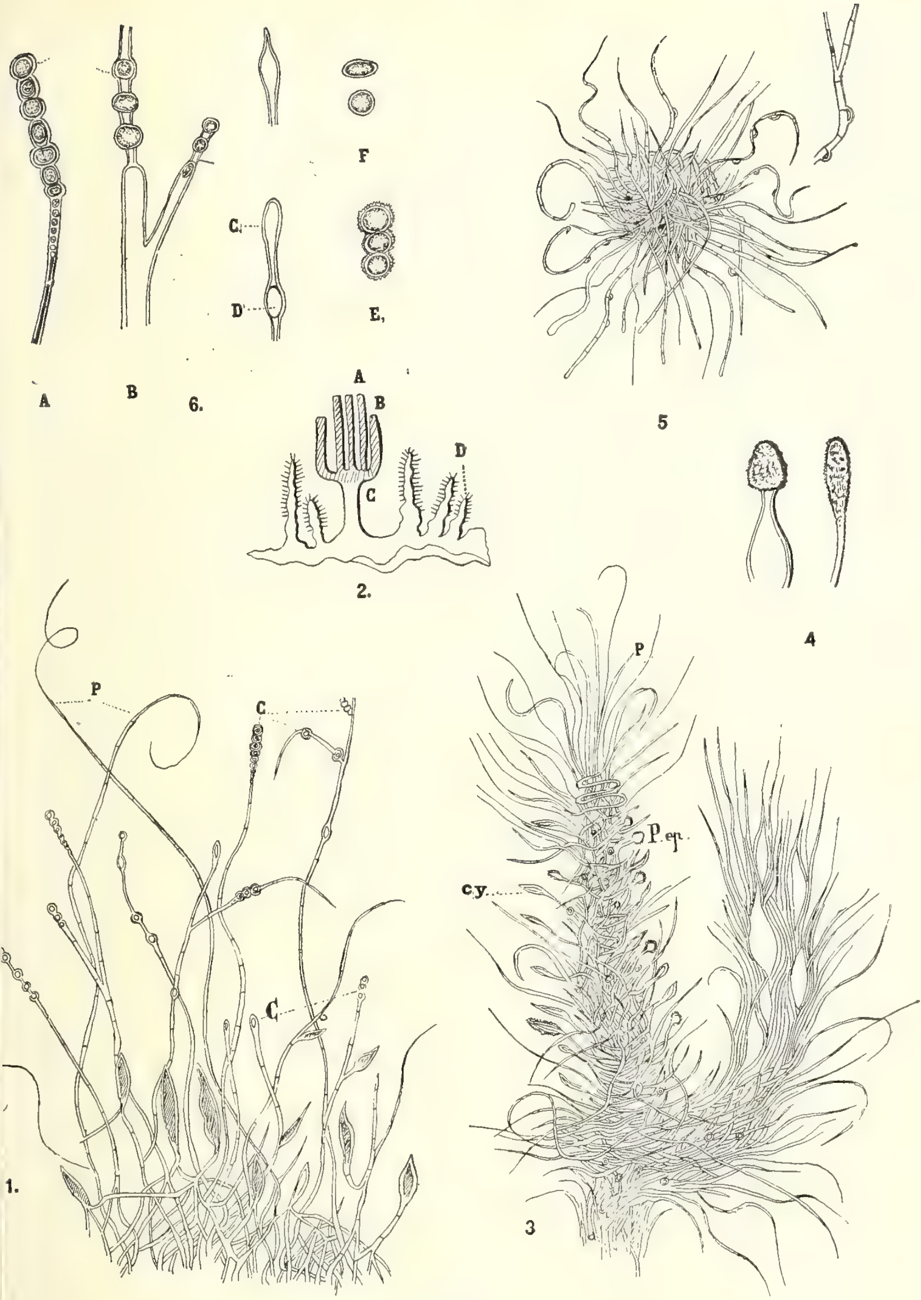


Fig. XXIII.

Lenzites abietina Bull. ; 1, coupe d'une lame devenue coralloïde. Gr. 550 diam. 2, coupe schématique en long de la forme 6; lames incluses dans un parenchyme stérile ; 3, même coupe que la précédente, passant par *a*, *b*, *c*, très grossie. Gr. 550 diam. ; 4, poils épineux isolés ; 5, coupe d'une languette *d* de la figure 2, montrant une masse de filaments pourvus de becs d'anastomoses. Gr. 350 diam ; 6, filaments conidiens ; *a*, filaments conidiens ; *b*, filaments conidiens en voie de désagrégation ; *c*, renflement du filament, naissance d'une conidie ; *d*, conidie adulte ; *e*, conidies agglomérées, couvertes d'oxalate de calcium ; F, variation dans la forme des conidies. Gr. 550 diam.

c, filaments conidiens ; *c*, conidies ; P, poils ; C*y*, cystides ; *d*, pseudopodes de filaments stériles.

est pourvu de cystides allongées, séparées par de longs filaments rarement conidiens. La surface externe du tube est très filamenteuse (fig. XXIV, 4).

3e Forme. — Si la dégradation devient plus profond, les lames se divisent en petites lamellules irpicoïdes et si cette modification survient dans un spécimen à hyménium déjà poriforme, il en résulte des dents très allongées présentant une individualisation complète; orientées circulairement, elles prennent souvent une forme cylindracée et constituent des pointes semblables à celles des *Hydnées*. Les portions les plus profondément modifiées sont toujours au voisinage du point d'insertion et la zone périphérique ne montre pas trace de la disposition normalement rayonnée (fig. XXII).

4e Forme. — Dans les échantillons fixés latéralement, tandis que la partie supérieure présente des lames allongées qui s'individualisent en languettes bifurquées d'aspect coralloïde atteignant parfois jusqu'à 2 centimètres et demi, la face inférieure porte des lames petites et sensiblement normales, constituant un hyménium surnuméraire.

L'hyménium des languettes coralloïdes des formes 3 et 4 et l'hyménium surnuméraire de la forme 4 présentent de longs filaments, portant des cystides allongées et des conidies rarement terminales.

5e Forme. — Les échantillons sont toujours très petits. D'une trame épaisse couvrant le substratum s'élèvent brusquement de petits pédoncules de 1 à 2 centimètres, supportant une sorte de calice ayant un diamètre de 3 millimètres à 1 centimètre, pubescents à l'extérieur. A l'intérieur on aperçoit quatre à huit petites lames larges de un quart de millimètre, libres et dépassant légèrement les bords du calice dont la hauteur totale est de 1 centimètre (fig. XXI, 3, 4).

Dans les échantillons très petits, les lames sont plus courtes que le calice, et les bords de ce dernier sont repliés intérieurement en forme d'opercule, le tout simule assez bien un fruit d'Eucalyptus (fig. XXII, 5, 6).

La coupe longitudinale (fig. XXIII, 3) montre la trame du calice formé d'hyphes assez développées, dont un grand nombre s'échappent à la partie intérieure, donnant à cet organe son aspect pubescent. Le groupement des hyphes est tel qu'il en résulte un certain nombre de lacunes oblongues, ce qui augmente chez ce champignon l'aspect spongieux dû à l'air emprisonné.

Les lames présentent des cystides soit normales, soit incrustées (fig. XXIII, 4), le sommet est constitué par un grand nombre de filaments échappés à la trame et formant une véritable houppe de poils (fig. XXIII, 5). Pas de spores ni de conidies.

Cette forme adaptée a été retrouvée dans plusieurs localités. Dans les préparations par dissociation ou sur les coupes faites après inclusion, l'aspect des hyphes varie peu quelles que soient les parties ou les formes considérées.

Ces hyphes dans les parties profondes sont fortement serrées, elles présentent des ramifications nombreuses, coudées sous des angles variés, mais ne présentant jamais la disposition en échelle de perroquet signalée dans quelques cas par de Seynes.

A la surface, les hyphes deviennent plus lâches, la croûte est peu dense, un grand nombre de filaments s'en échappent, constituant autant de poils très allongés terminés en pointes.

Le diamètre des cellules varie de 2 μ à 6 μ et la membrane présente une épaisseur de 1 μ, 5, la lumière du filament est uniforme mais elle s'amincit progressivement vers l'extrémité.

Dans la partie épaisse de la trame les filaments sont plus nombreux et intriqués ; ils présentent parfois des becs d'anastomoses ; leur diamètre est de 6 μ et l'épaisseur de la membrane demeure constante.

Dans quelques formes (types 5 et 6) les parties externes de la trame présentent un grand nombre de poils renflés, incrustés de nombreux cristaux granuleux d'oxalate de calcium (fig. XXIII, 5).

Le protoplasme des cellules est clair transparent, colorable en jaune par l'iode, les hyphes de la surface contiennent une substance brune, tandis que celles qui forment les houppes de poils sont remplies d'air.

Nous avons constaté dans un grand nombre d'espèces cavernicoles la disparition totale de l'hyménium. Dans les formes

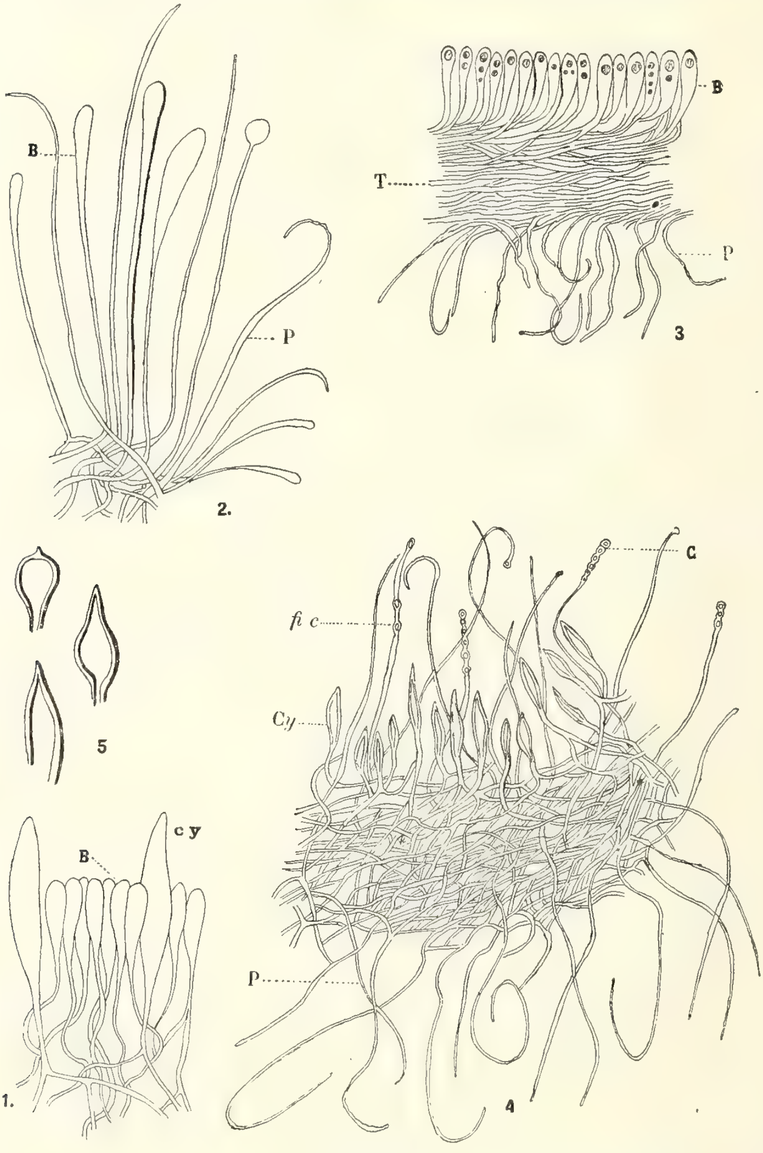


Fig. XXIV.

Lenzites abietina Bull. ; 1, Hyménium normal mais stérile. Gr. 550 diam. ; 2, bords des lames montrant l'allongement des basides et leur transformation en conidies Gr. 550 diam. ; 3, basides en voie de division nucléaire (hymenium de la forme 1) Gr. 550 diam. ; 4, hyménium d'un tube où les conidies se substituent aux basides ; 5, cystides des différentes sortes d'hyméniums. Gr. 550 diam. ;

b, basides ; T, trame ; P, poils ; C*y*, cystides ; conidies ; *fi c*, filament conidien ; *c*, conidie.

étudiées ici ce dernier subit un grand nombre de variations. Dans les formes les plus normales les basides subsistent mais demeurent stériles (fig. XXIV,1;) quelquefois au contraire les basides s'allongent en filaments par suite d'une véritable régression. Patouillard (1) a déjà signalé dans une même espèce tous les passages de la baside au poil stérile.

Enfin les basides peuvent donner naissance sur cet hyménium ou sub-hyménium à des conidies comme celles qui ont été observées par MM. Patouillard et Richon chez *Corticium*, *Trametes* et *Calocera*. On y trouve tous les stades depuis la baside s'allongeant en poil avec conidie terminale (transformation de la baside en conidie) jusqu'au type où les filaments se cloisonnent pour donner des chapelets conidiens. Le grand nombre d'individus recueillis et leur provenance variée permettent de considérer comme constante la production de conidies hyméniales se subtituant aux spores du type normal; le même fait a déjà été constaté par de Seynes chez *Polyporus biennis* Bull. (2) et par nous sur un grand nombre d'espèces vivant souterrainement.

Les cystides varient peu dans leur forme générale, elles s'allongent, deviennent lancéolées, s'incrustent d'oxalate de calcium pour constituer des poils épineux, se répartissent irrégulièrement (car elles sont entraînées par l'allongement démesuré des filaments constituant l'hyménium; elles sont alors greffées à angle aigu sur des filaments présentant une extrémité spatulée (fig. XXIII,1).

Quand les lames se recourbent donnant naissance à un tube analogue à celui des *Polyporus*, l'hyménium est interne pourvu de cystides et de poils conidiens, disposition rappelant celle observée par de Seynes chez *Polyporus sulfureus* Bull. (3) chez lequel des tubes à section polygonale portaient sur leur surface interne des conidies au lieu de spores (Pl. 2, fig. 4). La partie externe de ces tubes dépourvue de cystides est couverte de houppes formées de longs filaments échappés à la trame très compacte dans sa partie moyenne.

---

(1) Patouillard, *Basides à la surface d'un chapeau de Polyporus* (Bull. Soc. mycol. de Fr., 1889, p. 82).

(2) De Seynes, *Conidies de Hydnum coralloides* Scop. (Bull. Soc. mycol. de Fr., 1891, p. 77).

(3) De Seynes, *Recherches sur les végétaux inférieurs. Polypores*. Paris, 1888.

Sur les individus fixés latéralement l'hyménium surnuméraire est dû au prolongement de l'hyménium normal (1), il présente des filaments conidiens sur les deux faces.

Les lames peuvent passer à la forme Hydnum, l'hyménium est alors disposé sux des pointes pourvues de houppes de poils conidiens et dépourvues de cystides. Dans les formes 6 les lames sont entourées d'un parenchyme en entonnoir, l'hyménium présente une quantité de poils incrustés, mais les conidies sont rares (fig. XXIII,3).

Les différentes formes étudiées présentent des conidies identiques, exogènes, plus ou moins rares, suivant la forme considérée; nous n'en avons jamais rencontré dans le tissu du réceptacle qui soient semblables à celles signalées par de Seynes (2) chez *Polyporus sulfureus* Bull.

D'après leurs dispositions on peut distinguer : Les conidies terminales rares et les files de conidies : Les premières solitaires sur des cellules basidiomorphes. Les secondes groupées en files de 4 à 15 sur toute la portion terminale d'un filament spécial. La conidie terminale de cette file est plus grosse, c'est la plus ancienne, les autres se forment successivement par ordre de surperposition, pour former un chapelet septé et toruleux (fig. XXIII, 6).

Ces conidies appartiennent au type 1 de de Seynes : « à formation libre avec contiguïté des parois de la cellule mère appliquées sur la cellule fille ». Leurs formes et leurs dimensions sont variables, elles sont ovales ou sphériques, mais à parois minces. Leur diamètre varie de 10 μ à 16 μ, les oblongues présentent une largeur de 8 μ et un grand diamètre de 10 μ à 12 μ et même 15 μ. Ces dimensions assez grandes se rapprochent de celles que de Seynes a signalées comme rares. La paroi réfringente atteint souvent une épaisseur énorme, la surface externe est fréquemment incrustée et devient épineuse, elle est ordinairement pourvue d'un petit appendice allongé,

---

(1) P. Vuillemin, *Remarque sur la production des hyméniums adventices* (Soc. myc. de Fr., 1891, t. VII, p. 27-30).

(2) De Seynes, *Recherches sur les végétaux inférieurs. De la formation des corps reproducteurs appelés acrospores*, 1888, p. 50.

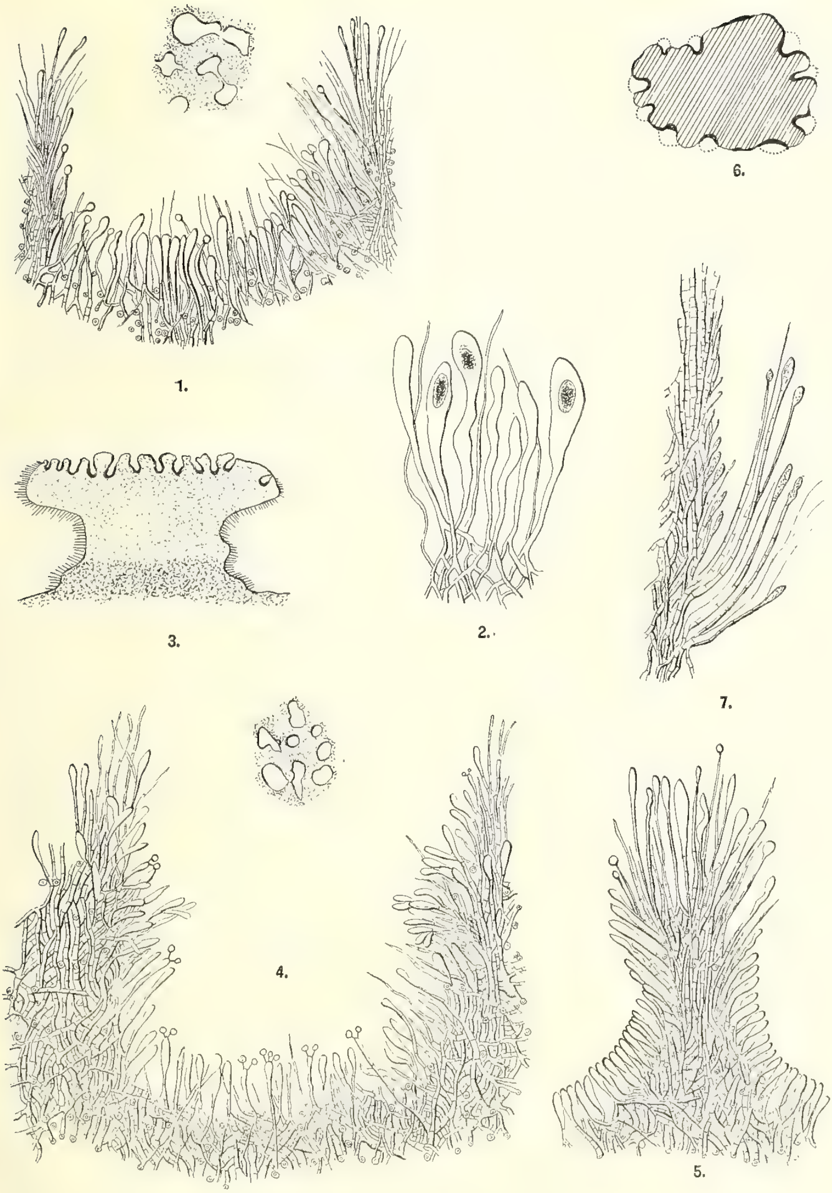


Fig. XXV.

1, Forme souterraine de *Trametes gibbosa* Bull. Coupe long. d'un tube, hyménium montrant la transformation des basides en conidies. Gr. 420 diam. ; 2, basides stériles des formes souterraines de *Polyporus versicolor* L. Gr. 420 diam. ; 3, coupe long. schématique d'un chapeau adventif de *Polyporus versicolor* L., dont les tubes présentent un hyménium anormal, mais fertile. Gr. 220 diam., figuré en 4 ; 5, hyménium passant en surface et montrant la transformation lente des basides en conidies (*Polyporus versicolor* L.) Gr. 420 diam. ; 6. coupe transv. d'une forme sclérotique de *Polyporus versicolor* L. où l'hyménium est disposé dans des gouttières longitudinales (tubes incomplets) ; 7, filaments basidifères devenus conidiens, très allongés, disposés en couronne et s'élevant de la base d'un sclérote de *Polyporus versicolor* L., stérile dans toutes ses autres parties. Gr. 420 diam.

reste de la membrane gélifiée, subsistant après la désagrégation des filaments conidiens. Arrivés à maturité, les chapelets conidiens se dissocient, les parties intermédiaires se gélifient et le filament se désorganise. Ces conidies fixent facilement les matières colorantes, particulièrement le bleu coton et montrent alors des granulations à l'intérieur. La solution de Gram ne leur communique pas la couleur acajou qu'Errera considère comme caractéristique du glycogène, seule la partie centrale se teinte en jaune, la membrane demeurant incolore. L'acide osmique les colore légèrement en noir et l'orcanette acétique en rose.

Cette espèce a donc persisté dans ces conditions anormales depuis déjà un demi-siècle, se multipliant par mycéliums et conidies, en conservant les modifications acquises. Elle a donné naissance à des caractères morphologiques nouveaux en voie de fixation.

Trametes gibbosa Bull.

Grosse masse blanche épaisse de 0,10, longue de 0,15, présentant des pores extrêmement irréguliers, souvent dœdaliformes. La coupe longitudinale montra que les tubes, qui n'existent que par places, présentent une profondeur à peine appréciable.

Sur le même individu nous trouvons toutes les transformations de la baside; les unes donnent des spores au nombre de quatre, comme dans les échantillons normaux, d'autres sont stériles, contournées et déformées; nous en avons même observé qui n'ont produit qu'une spore unique développée latéralement. Enfin et c'est là le cas le plus fréquent, les basides restent stériles et s'allongent, pour donner une grosse conidie terminale (transformation totale de la baside en une seule spore ou macroconidie). Lorsque l'hyménium arrive à la partie ouverte des tubes, toutes les basides se transforment en poils stériles (fig. XXV,1).

Les échantillons complètement blancs ont été rencontrés dans les mines d'Autun, au Thélots et à Ravelon.

Trametes medulla panis Fr.

En larges plaques sinueuses, épaisses, à chair blanche et molle, ne montrant que par places des îlots mamelonnés, couverts de pores échantillons correspondants au type. On trouve dans les milieux souterrains deux formes de cette variété : l'une à spores blanches elliptiques de 3 μ sur 1 à 2 μ, l'autre violacée à pores blancs, et à spores oblongues de 5 μ sur 3 μ.

Coriolus Quelet.

Ce genre est représenté par quelques espèces parfois peu déformées (*Coriolus velutinus* Fr., *C. zonatus* Fr.) ou présentant comme *C. versicolor* L. toute une série de déformations qui se rencontrent parallèlement chez la plupart des Polyporées et que nous exposons ici.

La forme la moins fréquente et la plus normale se rapproche de celle figurée par Bulliard (1) sous le nom de *Boletus versicolor* Bull. Ce sont de grands échantillons de 0,10, sessiles, à zones plus brunes que dans le type. Les tubes très courts situés à la face supérieure sont fertiles. On trouve aussi d'autres échantillons se rapportant au *P. lutescens* Pers.

On rencontre également des groupes d'individus, jaune atténué, infundibuliformes, chez lesquels l'hyménium à tubes courts (fig. XXVI,3) est logé dans l'entonnoir. Cette réduction des tubes peut encore s'exagérer, et ceux-ci ne plus exister que par places, où on les trouve irrégulièrement disposés et à pores agrandis.

Un grand nombre de variations où les tubes tendent à disparaître gravitent autour des formes précédentes. Nous trouvons des grosses boules irrégulières, jaunâtres, de 0,04 à 0,07 de diamètre, pédonculées par un très petit point et paraissant sessiles (fig. XXVI,4). Elles sont formées d'hyphes intriquées, serrées, bourrées d'un contenu granuleux; il existe sur la périphérie de la coupe de petites gouttières où se localise l'hyménium qui présente de grosses basides, allongées, gonflées en massues stériles (fig. XXV, 2). L'hyménium peut sortir de ces gouttières, il déborde alors en surface sur toutes les aspérités, les basides s'allongent encore, en restant normales ou en se transformant en poils stériles (fig. XXV, 5 et 7).

---

(1) Bulliard, *Champignons de la France*, pl. LXXXVI, A et B.

Lorsque les tubes subsistent par places, les cloisons médianes séparant des tubes peuvent disparaître et donner à la surface de l'hyménium un aspect dœdaliforme. C'est par un processus analogue que la trame peut manquer entre les tubes qui sont alors isolés.

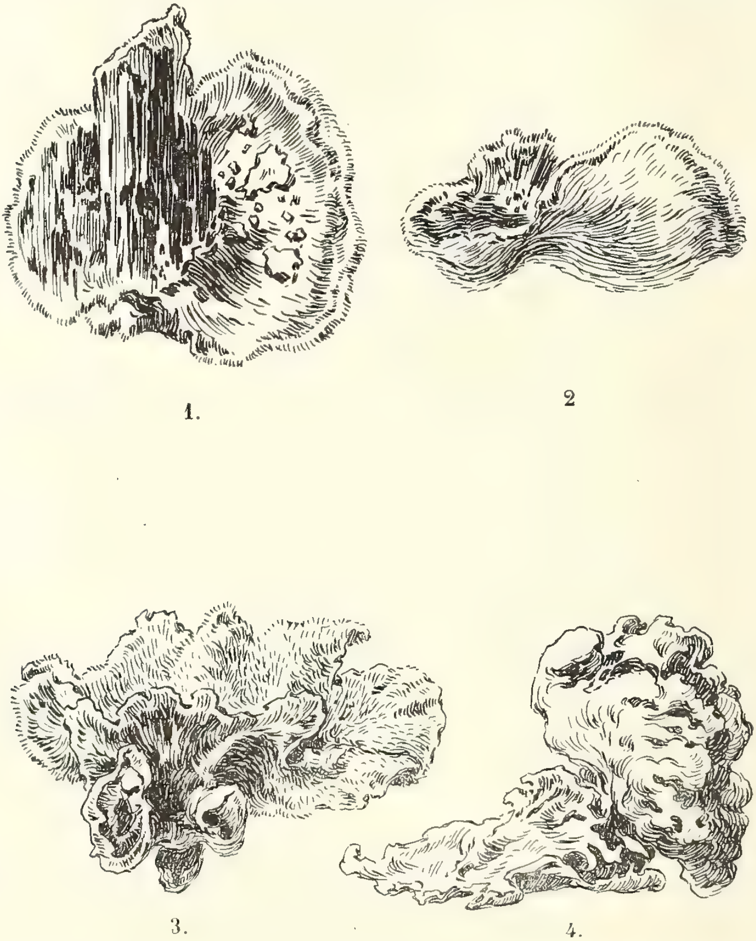


Fig. XXVI.
Polyporus versicolor L., formes cavernicoles ; 1, 2, types peu déformés ; 3, échantillons infundibuliformes à hyménium en surface ; 4, type en chou-fleur.

Chez les individus affectant la forme de stalagmites, l'hyménium se développe seulement à la base, les basides s'allongent en restant normales, mais stériles, d'autres se transforment en poils, mais toutes entourent, en se dressant, la masse du champignon restée stérile (fig. XXV, 7).

Enfin on peut rencontrer des masses informes, absolument stériles.

Il n'est pas rare de rencontrer sur l'un quelconque de ces types des protubérances en forme d'entonnoir, qui s'emboîtent les unes dans les autres sur une longueur qui peut atteindre $0^m,25$ et présentent l'aspect de chapelets quand elles sont couchées et de colonnettes lorsqu'elles sont dressées (fig. XXVII, 4). Ces proliférations, analogues à celles citées par de Seynes (1), Phillips (2), Hawey (3) et Clos (4), conservent la propriété de donner des tubes avec basides étroites, allongées, en massues et portant 2 ou 3 spores (fig. XXV, 3), tandis que le champignon support reste stérile.

Comme pour les autres *Porées*, nous avons observé des appareils conidiens à l'intérieur de tubes non sporifères et sur de véritables *Ptychogaster*.

Certains échantillons étalés montrent des pores sur les deux faces (fig. XXVII, 1). La coupe de ces derniers présente des filaments implantés en profondeur, formés d'hyphes épaisses, ramifiées, s'épanouissant à la surface en bouquets conidiens de 4 à 5 éléments, présentant un diamètre de 6 à 8 µ, à peine pédonculés, se colorant sous l'action de l'iode (fig. XXVII, 2).

La forme *Ptychogaster*, sessile, ou développée par le prolongement des hyphes d'un chapeau stérile, est constituée par de petites masses en disques concaves de 0,01 de diamètre, présentant des pores irréguliers. Contrairement aux *Ceriomyces* du genre *Dædalea*, ceux du genre *Polyporus* développés à l'obscurité sont toujours sessiles. En coupe longitudinale, ils montrent des tubes irréguliers, anastomosés, qui renferment des filaments conidiens peu ramifiés à conidies en bouquets de 1 à 3 éléments de 4 à 5 μ, sessiles sur les filaments renflés aux points d'insertion (fig. XXVII, 5, 6). Nous avons pu saisir une relation directe entre le *C. versicolor* L. et une forme *Rhizomorpha*. Dans les mines d'Autun, existe un long *Rhizomorpha*, mycélium condensé, rameux atteignant 1 mètre et d'un diamètre de 0,01 à 0,03 à la base, à zone corticale écailleuse noire, recouvrant une zone médullaire blanche. Il est formé d'hyphes intriquées, produisant de rares chapeaux à pores stériles, ou des espèces de sclérotes denués d'organes hyménifères ou encore des hyménophores en entonnoirs emboîtés les uns dans les autres en colonnettes et présentant des tubes stériles.

---

(1) De Seynes, *Dict. de Botan.*

(2) W.Cl. Phillips, *Monstruosités dans les Champignons* (Rev. mycol., t. X, 1882, p. 137).

(3) F.L. Hawey. *Proliferon fungui* (Bot. Gaz., 1887).

(4) Dr Clos, *Discussion de quelques points de glossologie botanique* (Bull. Soc. bot. de Fr., t. IV, 1897, p. 747).

L'étude de cette espèce montre une déformation parallèle et croissante entre les formes morphologiques et la constitution anatomique; le terme final étant le remplacement des spores par des conidies. Les échantillons résultant du développement des spores anormales ou des conidies conservent les déformations acquises par l'adaptation ou retournent aux types normaux.

Ungulina Pat. *Gillotii* Roum. (*Polyporus Gillotii* Roum.).

Ce Polypore paraît avoir des rapports d'une part avec le *P. marginatus* Fr. et de l'autre avec *P. annosus* Fr. dont il ne semble qu'une variété.

Lorsque les échantillons ont peu varié, ils présentent un chapeau polymorphe, tuberculeux, subglobuleux souvent difforme irrégulièrement mamelonné, épais ou aminci à la base, ou entièrement étalé et résupiné. On les rencontre en plaques irrégulières de 0,15 à 0,25, épaisses de 0,05; ligneux, ils deviennent durs et cassants en se desséchant. Hyménium blanc, à pores serrés, petits, arrondis ou sinueux, parfois labyrinthiformes, conservant leur couleur primitive et recouvert fréquemment à la marge par la cuticule du chapeau. La partie supérieure du chapeau est d'une nuance brun jaune uniforme, striée, puis lisse, devenant luisante par le frottement. Elle est mamelonnée et marquée de diverses zones d'accroissement concentriques et concolores. La chair est blanche, inodore à l'état frais. Elle prend ensuite une odeur de farine (mine d'Allevard, récolté par le Dr Gillot).

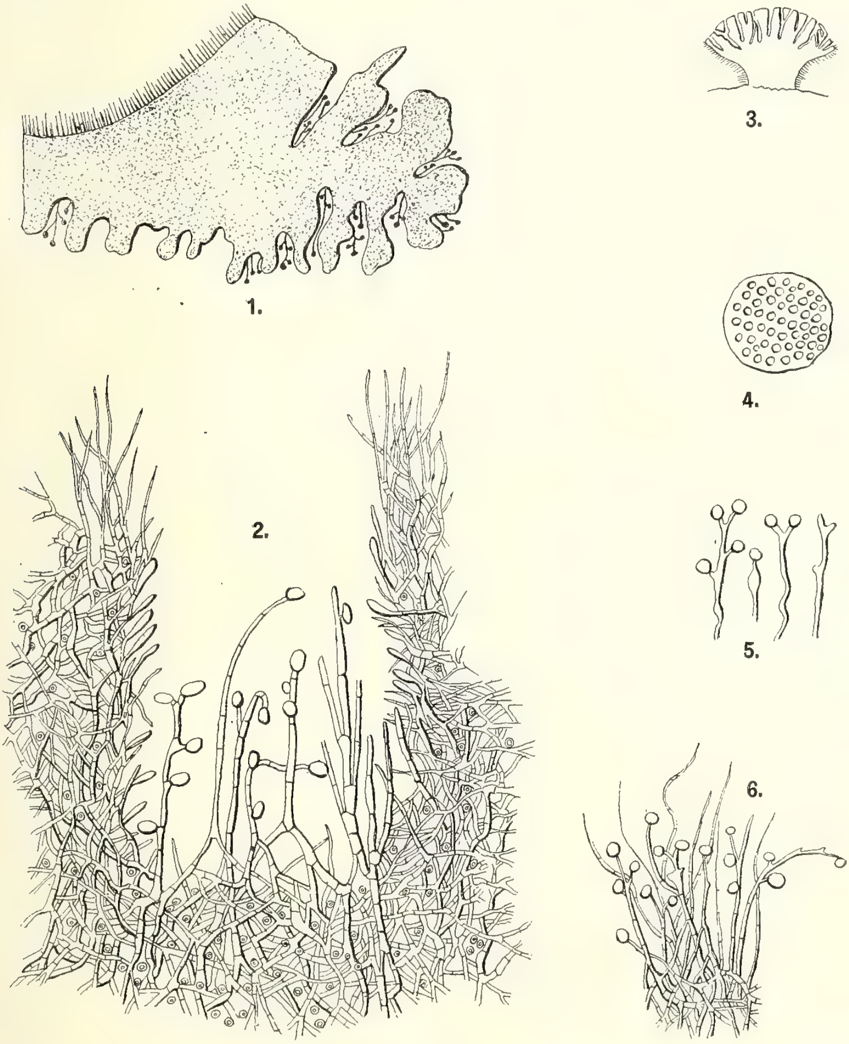


Fig. XXVII.

Formes conidiennes du *Polyporus versicolor* L. 1, Coupe schématique d'une forme conidifère montrant une zone porifère sur les deux faces du champignon. Gr. 30 diam.; 2, coupe longitudinale d'un tube montrant les filaments conidiens et leur insertion. Gr. 620 diam.; 3, Ptychogaster. Coupe long. Gr. 3 diam.; 4, face porifère; 6, filaments conidifères des tubes du Ptychogaster. Gr. 620 diam.: 5, insertion des conidies sur leurs filaments d'origine. Gr. 620 diam.

Les échantillons récoltés par nous dans les mines d'Autun sont plus petits et tous sensiblement de même taille. Ils sont brun-chocolat et ont 0,10 de long sur 0,07 de large et de 0,10 à 0,15 d'épaisseur. Ils sont très irréguliers, à cuticule chagrinée, dépourvus de stipe et ils présentent de fortes aspérités constituées par les zones d'accroissement; les bords en sont arrondis.Ces types ont la surface hyméniale blanche et dépourvue de toute trace de pores. Sur des échantillons développés verticalement les pores bien conformés sont obliques et leurs orifices taillés en sifflet. Enfin nous avons observé des types chez lesquels les pores peu accusés sont recouverts de granulations rappelant les sorédies des *Lichens*. Il existe même des cas où l'hyménium représenté par une croûte forme des bandes irrégulières blanches à la surface du chapeau.

Au point de vue histologique M. Patouillard (1) divise les formes de cette espèce en deux types. Dans l'un, la plante est munie de tous ses organes et dans l'autre, la formation des tubes hyménifères n'ayant pas eu lieu, la face inférieure est homogène. La trame du chapeau est formée d'hyphes incolores, longues, peu cloisonnées et à parois épaisses; les boules au-dessous des cloisons sont rares,cependant quelques hyphes en possèdent des deux côtés à la fois. Ces filaments cellulaires sont droits ou ondulés et entrelacés de manière à former un pseudo-parenchyme à mailles serrées.

Xanthochrous (Pat.) *rheades* Pers. (*Polyporus rheades* Pers.).

Chapeau résupiné enroulé autour des fragments de bois qui forment support. Il varie d'épaisseur suivant l'endroit considéré : lame mince tantôt dépourvue de tubes, tantôt au contraire munie de tubes bien développés. Ces derniers irrégulièrement disposés sur les parties pendantes du réceptacle, tombent les uns sur les autres, déterminant, des coulées en gradins. Sur certains échantillons la surface hyménifère présente des mamelons irréguliers dépourvus de tubes.

La surface porifère, seule visible, va constamment en s'amincissant jusqu'au bord et montre des tubes toujours orientés perpendiculairement au support, les tubes varient suivant l'épaisseur du réceptacle, rares et peu épais sur les bords, ils peuvent atteindre 0,04 dans les parties les plus épaisses. On observe sur la surface hyménifère un duvet produit par la prolifération des hyphes qui obstruent les tubes et forment un chapeau adventif dans lequel se développent des tubes irréguliers à coupe subhexagonale (fig. XXVIII, 1).

---

(1) Patouillard, *in* Gillot, *Nouvelles observations sur quelques Champignons récoltés dans les galeries souterraines du Creusot* (*Saône-et-Loire*) *et d'Allevard* (*Isère*) (Rev. mycol., 1882, p. 237).

Ces tubes sont dépourvus d'hyménium normal, ils ne renferment en effet jamais de spores, et les basides s'allongent pour former des poils conidifères. Les filaments conidiophores sont dépourvus de cloisons transversales et s'entre-croisent parfois jusque dans le milieu du tube qui se trouve ainsi complètement obstrué dans la partie profonde ; les conidies ne se développent jamais dans la partie terminale des tubes (fig. XXVIII, 2, 3). Les conidies ainsi formées sont généralement isolées, on en trouve rarement deux sur le même filament ; elles sont subelliptiques, lisses et renferment un énorme noyau. Les filaments conidifères sont mêlés à une quantité d'hyphes stériles.

Les pores voisins de la partie terminale du réceptacle deviennent irréguliers, ils sont coupés en sifflet et de plus en plus réduits. Les bords du réceptacle en sont totalement dépourvus, et les conidies qui se développent à la partie profonde de ces tubes pénètrent alors complètement dans la trame du champignon où elles constituent de rares conidies endogènes.

Localités : Mines de schistes de Ravelon, près Autun, à 60 mètres de profondeur, et, fait curieux, le D^{r} Gillot nous a affirmé que cette espèce n'avait jamais été rencontrée à l'état normal aux environs d'Autun.

Le tissu du chapeau se continue dans l'espace qui sépare les tubes sans subir de changements, puis il forme un tissu plus serré correspondant à une couche sous-hyméniale qui se termine directement en dehors sans donner d'hyménium fertile. Lorsque le tube cesse d'exister, le tissu se resserre davantage pour terminer le champignon. Quant aux pseudo-sorédies, elles sont constituées par des groupes de poils fins, incolores, émergeant du tissu, les parois de ces poils sont chargées d'oxalate de calcium (fig. XXVIII, 6). Ce qui est particulier, c'est

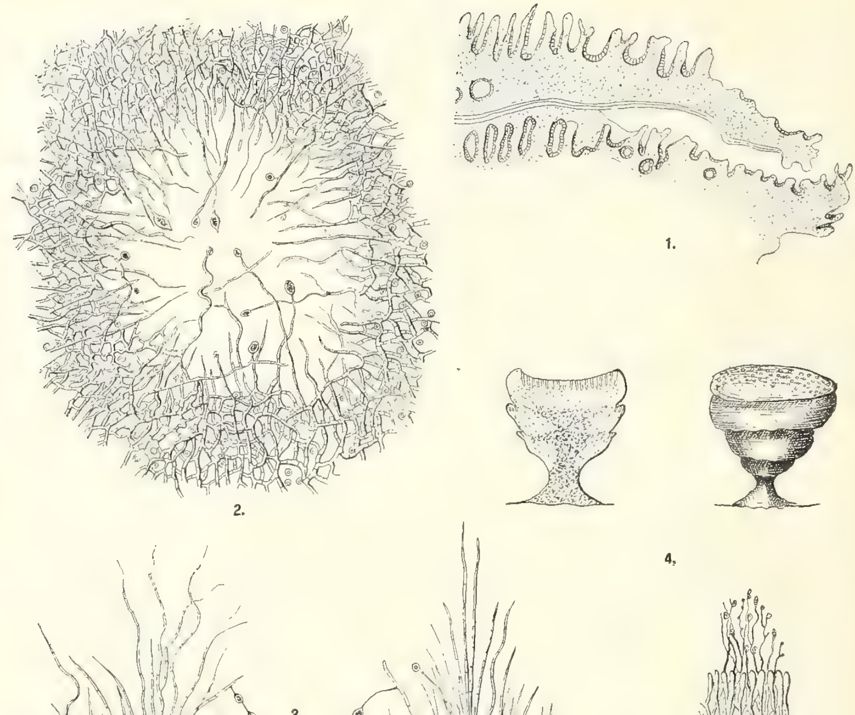


Fig. XXVIII.

1. Coupe longit. schématique du *Polyporus rheades* cavernicole, montrant deux zones porifères superposées; 2, coupe transv. d'un tube de la zone inférieure, montrant de nombrreux filaments conidiens. Gr. 550 diam. ; 3, coupe long. d'un pore de la zone externe montrant la disposition des conidies. Gr. 550 diam. ; 4, groupement en colonnettes du *Polyporus versicolor*, montrant son origine dans une prolifération centrale discontinue. Gr. naturelle ; 5, conidies de la surface du chapeau du *Polyporus Gillotii*. C. Roum. ; 6, filaments en groupe, rappelant les sorédies des lichens et couverts d'oxalate de calcium chez *P. Gillotii*, d'après Patouillard.

que la forme apore homogène se présente simultanément avec la forme complète normale. Même lorsque les tubes paraissent normaux, ils sont dépourvus de spores.

Dans les types provenant des mines de Ravelon près Autun, nous avons constaté qu'à la surface du chapeau, les hyphes de la trame se prolongent en bouquets conidiens d'une trentaine d'éléments. Ces conidies petites et rondes ont un diamètre de 4 à 5 µ, elles sont portées par un court pédoncule et n'existent que par places sur le chapeau (fig. XXVIII, 5).

Cette espèce très polymorphe, qui se rencontre à plus de 100 mètres de profondeur, se rapproche de celle qu'a décrite Scopoli (1) et qu'Hoffmann a figurée sous le nom de *Poria scutata* (Pl. X et IX de son *Vegetabilia in Hercyniæ*, etc.). Roumeguère en a fait une espèce qu'il a dédiée à notre ami le Dr X. Gillot. On est là en présence d'une véritable forme adaptée, se reproduisant sans doute par conidies et constituant une espèce fixée. Le Dr Gillot l'a rencontrée en 1870, et nous la retrouvons en sa compagnie lors de nos herborisations de 1904 dans les mines d'Autun, du Thelot et de Ravelon, mais la plupart des échantillons d'*Ungulina Gilottii* se rapprochent beaucoup aujourd'hui d'*Ungulina annosa* Fr. (*Polyporus annosus* Fr.) dont cette espèce semble dériver.

Merulius. Fr.

Les espèces cavernicoles de ce genre (*M. tremellosus* Fr., *M. melanoceras* Mont., *M. molluscus* Fr.) montrent l'hyménium à la partie supérieure du chapeau, rarement sur les deux faces. Comme Schulzer (2) l'a observé chez *M. lacrymans* Wulff. L'hyménium manque ou est irrégulièrement développé et présente des basides normales allongées à spores hyalines 5 = 1 1/2 et biguttulées. Parfois les cystides et les basides s'allongent démesurément et reviennent à l'état de simples filaments végétaux, comme cela a déjà été observé chez *Merulius lacrymans* (3)

---

(1) Scopoli, *Dissertationes de plantis subterraneis generis obscuri*, 1772, t. XXVII, p. 106.

(2) Stephan Schulzer, von Meggenburg, *Hymenomyceten, Hut mit dem Hymenium auf der Oberseite* (Oester. Bot. Zeitschr., XXXI, 1891.

(3) Harting, *Die Zerstörungen des Bauholzes durch Pilze* (Berlin, Springer,

Wulff. Sur quelques échantillons la surface hyméniale présente de petites boules formées de filaments intriqués, donnant à cette partie du champignon un aspect granuleux.

Phylacteria Pers.

Ce genre est représenté par de nombreuses espèces, presque toujours stériles (*Phylacteria pannosa* Sow., *P. caryophyllea* Pers.). Toujours très rameuses et portant parfois des aigrettes soyeuses à la périphérie (*Phylacteria anthocephala* Fries.). Quelques types montrent des ramifications et portent trois à cinq chapeaux pédicellés, naissant à la moitié du stipe (*P. palmata* Fries.). Le *Phylacteria terrestris* Pers., le plus répandu, est en échantillons spongieux, noirs, à rameaux peu lobés, irrégulièrement frangés et toujours dépourvus d'hyménium.

Un certain nombre de formes ont été établies par Roumeguère (1) et Fourcade (2) pour les *Phylacteria* récoltés en milieux souterrains.

Lentinus Fr.

La taille des individus est variable : petite dans les cavités naturelles, elle peut atteindre $0^{m},50$ dans les mines. Les déformations peuvent être rapprochées de celles décrites par de Candolle sous les noms d'*Agaricus tubaeformis* et *Clavaria thermalis* D. C. (*Rameria ceratodes* Holmsk.), mais ces dernières ont été considérées comme les formes tératologiques de *Lentinus lepideus* Fr. Dans les cavernes on rencontre plutôt le *Lentinus tigrinus* Bull. décoloré grêle, à stipe très allongé, souvent fasciculé, parfois contourné en cor de chasse, rarement tordu. Il se termine parfois en pointe stérile, ou porte des chapeaux de quelques millimètres à lames rudimentaires ou nulles. Les chapeaux prennent parfois un aspect infundibu-

---

1885, I, tab. II, fig. 7). — Eichelbaum, *Ueber Conidienbildung bei Hymenomyceten* (Gesells. f. Bot. zu Hamburg, Febr. 1885).

(1) Roumeguère, *Champignons monstrueux des carrières de phosphates de chaux du Quercy* (Rev. mycol., oct. 1886, p. 200).

(2) Fourcade, *Les Champignons des galeries souterraines des thermes de Bagnères-de-Luchon* (Rev. mycol., 1879, p. 63).

liforme et les lames se montrent à la partie supérieure interne de l'entonnoir.

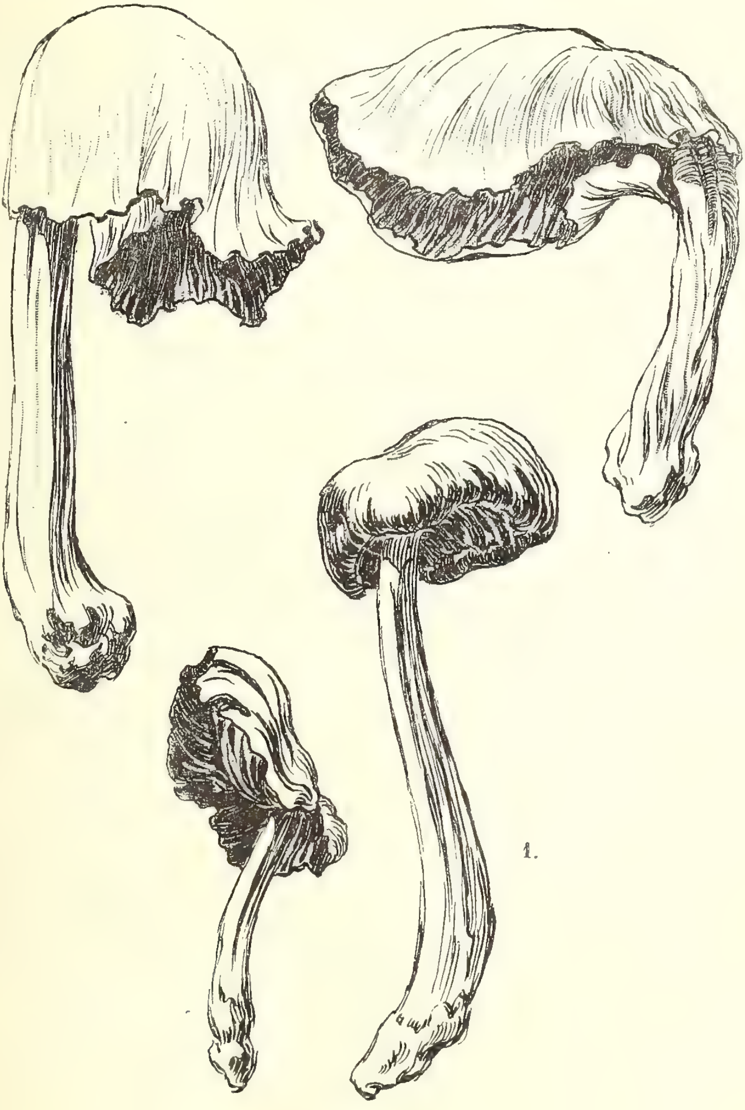


Fig. XXIX.
Types souterrains de *Collybia platyphilla* Pers. ; 1, montre la forme la plus voisine du type.

Les types des grandes profondeurs sont stériles, contrairement à ceux des galeries supérieures chez lesquels subsiste la faculté sporogène parfois même exagérée. Mais toutes les formes arborescentes sont stériles et jamais conidiennes.

Collybia platyphylla Fr.

Échantillons à stipes très allongés (fig. XXIX) renflés ; le chapeau est souvent excentrique par suite de l'accroissement anormal d'un seul côté. Les lames blanches, plissées, présentent des cystides démesurément allongées couvertes de granulations d'oxalate de calcium et les spores, lorsqu'elles existent, sont déformées et prennent un aspect boudiné (fig. XXX).

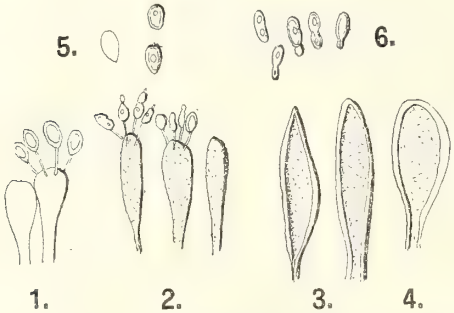


Fig. XXX.

Collybia platyphylla Pers. 1, basides normales, d'après Patouillard (Tabulae analy, etc.). Gr. 500 diam. ; 2, basides des échantillons souterrains 500 diam. ; 4, poil pris au centre d'un chapeau normal d'après Patouillard. Gr. 500 diam. ; 3, poil d'un chapeau déformé ; 5, spores normales d'après Patouillard : 6, spores boudinées des échantillons souterrains. Gr. 500 diam.

Crepidotus mollis Schaeff.

Se rencontre dans la plupart des cavités en échantillons montrant tous les termes de passage entre la forme normale et la forme coralloïde complètement stérile. Les types les moins déformés étant précisément ceux qui sont pourvus de spores.

Les échantillons qui peuvent atteindre 0^{m},25 sur 0^{m},07 sont découpés en lanières bifurquées. Ils sont parfois résupinés et deviennent même infundibuliformes. Ils présentent parfois à la surface des petites boules formées d'hyphes conidifères. La déformation extrême est la production d'une sorte de stipe se terminant par une petite masse, le tout affectant la forme d'un clou de maréchal de couleur brun clair (gouffre de Padirac).

Pholiota aegerita Fr.

Chapeau résupiné, pendant de haut en bas et supporté par un pied velu contourné en hélice. Lames souvent anastomosées à hyménium fertile. Spores peu nombreuses sans sporidioles (fig. XXXI). Cette espèce nous fut remise gracieusement par M. Lutz.

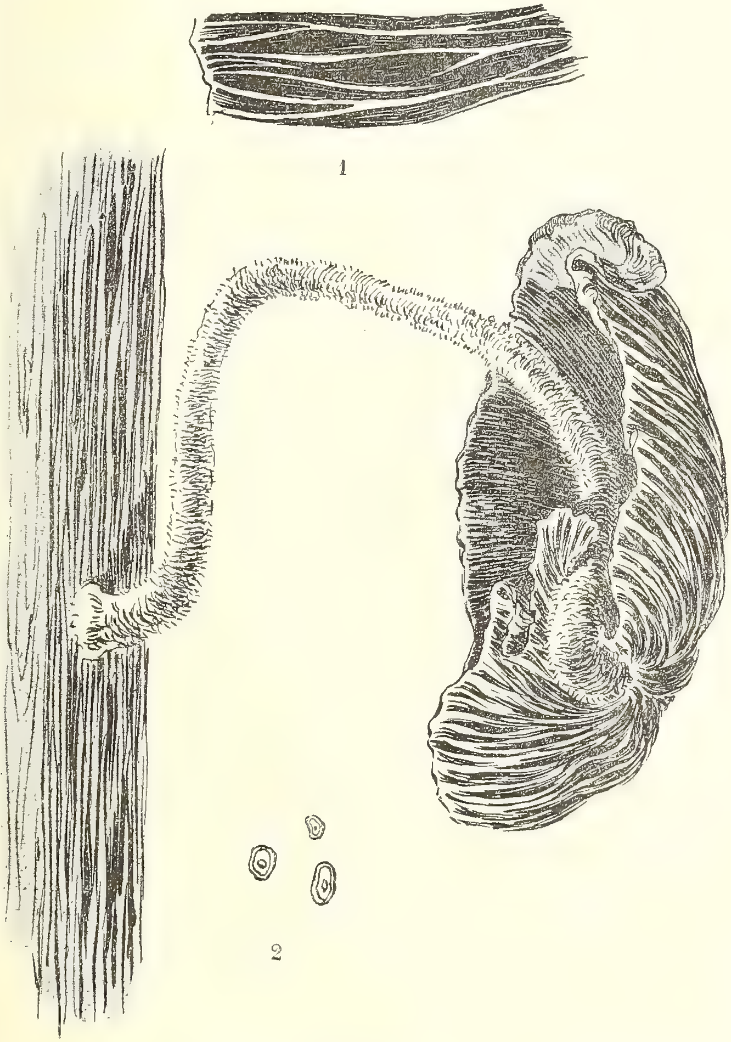


Fig. XXXI.
Pholiota aegerita Fr. 1, lames anastomosées; 2, spores, Gr. 820 diam.

Hypholoma Fr.

Ce genre fournit un grand nombre d'échantillons appartenant aux espèces suivantes : *H. fasciculare* Hudson., *H. sublateritium*

Fr., *H. appendiculatum* Bull., qui toutes présentent des déformations parallèles.

Les chapeaux les plus développés ont souvent un diamètre inférieur au diamètre normal qui est de $0^{m},03$ à $0^{m},06$. La hauteur du stipe qui normalement varie de $0^{m},04$ $0^{m},05$ est ici triplée ; de plus, il subit des torsions ou bien se recourbe en girandoles, surtout pour les échantillons pendant de la voûte. Beaucoup sont fasciés, leur stipe aplati a $0^{m},0015$ d'épaisseur sur $0^{m},005$ de large ; le chapeau lui-même peut subir une variation identique : les deux moitiés s'accolant par leurs faces stériles, formant ainsi un croissant couvert de lames de chaque côté.

Nous avons vu fréquemment cette espèce en relation avec un *Rhizomorpha* peu allongé, pelotonné, noir à la base ; il jaunit ensuite et se transforme en une masse granuleuse à éléments de la taille d'un pois, d'où s'élèvent les stipes à hyménophores.

L'influence de la station cavernicole ne produit pas ces seules modifications, car si la couleur jaune du chapeau et du stipe gagne en intensité, le base du stipe ne présente point la teinte orangée habituelle et les lamelles, qui sont blanchâtres, ne jaunissent pas et ne prennent pas à la fin la couleur verdâtre caractéristique. Tout l'individu prend une teinte chocolat.

Les stipes, toujours démesurément allongés, portent des chapeaux de formes variables, tantôt larges ($0^{m},05$) à bords irréguliers et dentés (fig. XXXII), à lames rabattues les unes sur les autres, parfois réduites à une ligne un peu saillante. L'hyménium est fertile jusqu'à 100 mètres de profondeur. Ou bien encore les chapeaux sont petits, plats, pourvus seulement d'une légère pointe en leur milieu et de lamelles rudimentaires ou nulles, toujours stériles (fig. XXXII, 5). Quelquefois les chapeaux ont tendance à former à leur surface quelques lames ; hyménium adventif comme celui signalé par F. Ludwig (1). Enfin on peut rencontrer de longs stipes réunis par quatre ou six individus, sortant d'une sorte de masse formant pied commun. Ils sont blancs et se terminent par une pointe plus ou moins effilée, caractère analogue à celui que nous avons trouvé chez *Lentinus*. Cette forme se rencontre toujours très profondément (Autun, 110 mètres ; Belgique, mines Collard à 300 mètres).

---

(1) F. Ludwig, *Ueber teratologische, durch Witterungseinflüsse bedingte Bildungen an den Fruchtköpfen der Hutpilze* (Bot. Centr.-Bl., XII, 1882, p. 136).

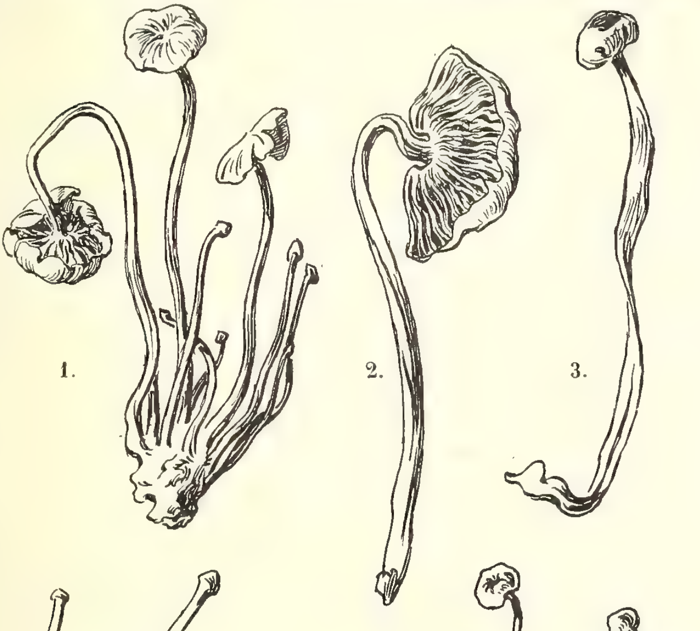


Fig. XXXII.

Formes souterraines de *Hypholoma fasciculare* Huds. 1, tendance à la formation de lames à la surface du chapeau ; 2, échantillon dont les deux moitiés du chapeau sont repliées et soudées ; 3, forme à stipe fascié ; 4, stipes allongés en forme de clous et stériles ; 5, échantillons à chapeaux stériles très réduits ; récoltés très profondément, correspondant à la forme *Subpileata* de Gillot.

Dans les cavités naturelles très profondes, les stipes filiformes de 1 à 2 centimètres parfois en tire-bouchon, portent des chapeaux souvent en éteignoir de la grosseur d'une tête d'épingle.

Coprinus Fr.

Les *Coprinus* présentent dans les milieux souterrains une forme grêle tout à fait caractéristique. Quelques-uns naissent ici d'une sorte de sclérote (*Coprinus comatus* Fr., *C. atramentarius* Bull., *C. subterraneus* Roum.) (fig. XXXIII). La plupart des *Coprinus* souterrains sont en relation avec leur mycélium ou *Ozonium*, le plus souvent jaune, qui fonce ensuite au moment où il fructifie et devient noir lorsqu'il reste stérile. Les chapeaux qui en résultent donnent des spores qui, tombant sur ce mycélium, peuvent s'y développer en véritables parasites (*Coprinus digitalis* Batsch., *C. deliquescens* Bull., *C. radians* Desm.). Les stipes très allongés peuvent atteindre jusqu'à 0^{m},80 (*C. micaceus* Bull., *C. digitalis* Batsch.) et peuvent devenir prolifères en donnant à droite et à gauche sur leur parcours une ramification simple ou double terminée par un chapeau analogue à celui du stipe principal (*C. digitalis* Batsch.). Les chapeaux sont toujours très réduits, le plus souvent normaux (*C. comatus* Fr., *C. radians* Desm., *C. micaceus* Bull., *C. nycthemerus* Bull., *C. ephemerus* Fries) ou non épanouis (*C. subterraneus* Roum.). Les lamelles quoique normales ne sont qu'exceptionnellement fertiles (*C. comatus* Fr., *C. atramentarius* Bull.).

La forme souterraine de *C. deliquescens* Bull. (fig. XXXIII) présente un stipe court, plissé longitudinalement à la base, et couvert de poils ; sa hauteur est de 0^{m},03 à 0^{m},05. Le chapeau à peine développé est resté conique, il mesure 0^{m},07 de diamètre et montre des spores à deux sporidioles ; c'est là une variété fixée commune à un grand nombre de cavités.

Mycena Fr.

Les déformations générales sont parallèles à celles des *Coprinus* ; stipes toujours allongés démesurément, portant un chapeau réduit, tantôt fertile (*Mycena galericulata* Scop., *M. vulgaris* Bull., *M. filopes* Bull.), tantôt stérile (*Mycena aci-*

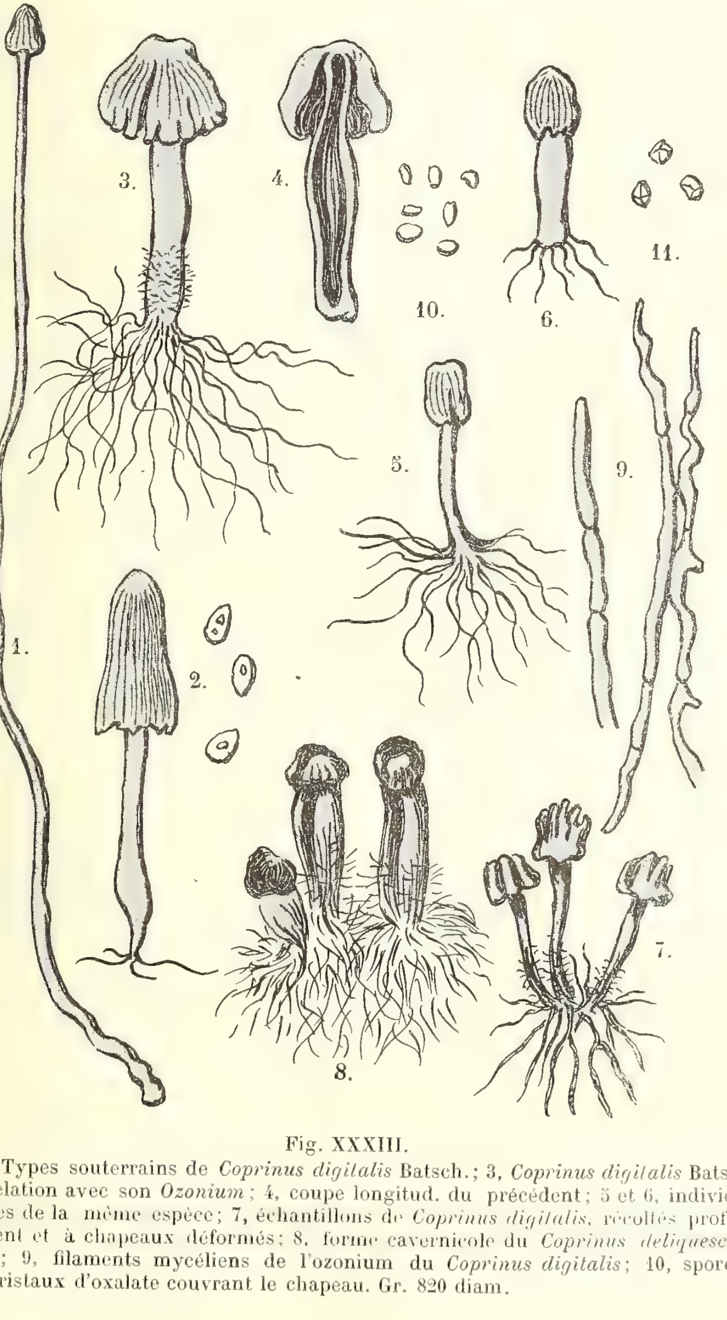


Fig. XXXIII.
1 et 2, Types souterrains de *Coprinus digitalis* Batsch.; 3, *Coprinus digitalis* Batsch. en relation avec son *Ozonium*; 4, coupe longitud. du précédent; 5 et 6, individus jeunes de la même espèce; 7, échantillons de *Coprinus digitalis*, récoltés profondément et à chapeaux déformés; 8, forme cavernicole du *Coprinus deliquescens* Bull.; 9, filaments mycéliens de l'ozonium du *Coprinus digitalis*; 10, spores; 11, cristaux d'oxalate couvrant le chapeau. Gr. 820 diam.

cula Schaeff., *M. Hiemalis* Osbeck.). Dans les espèces colorées, la couleur persiste quoiqu'atténuée (*M. acicula* Schaeff.).

Schizophyllum commune Fr.

Échantillons de consistance molle n'atteignant que $0^m,02$ à $0^m,03$ dans les avens profonds. M. Gillot (1) a décrit sous le nom de var. *ramosa* un type présentant trois ou quatre divi-

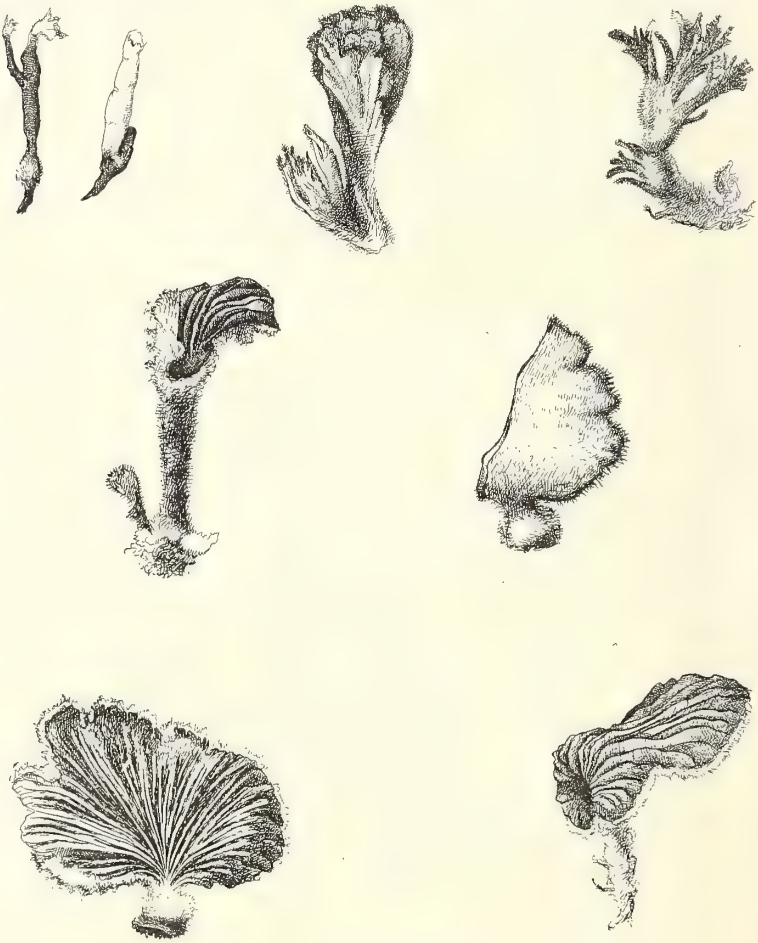


Fig. XXXIV.
Types souterrains du *Schizophillum commune* Fr.

---

(1) X. Gillot, *Note sur la flore mycologique souterraine des environs d'Autun* (Rev. mycol., 1882, p. 179).

sions en massues dont le sommet renflé s'étale ensuite en une coupe tapissée par l'hyménium. Roumeguère (1) a décrit sous le nom de var. *gigantea* un échantillon analogue ayant atteint $0^{m},26$ de longueur.

Dans les carrières des environs de Paris, et dans les catacombes, nous avons trouvé toutes les formes de passage depuis de petits *Rhizomorpha* jusqu'à la forme *ramosa* Gillot, comme le montre la figure XXXIV.

Pleurotus pleurotoides Fr.

Récolté stérile dans la grotte d'Adelsberg (Autriche).

Pleurotus ostreatus Fr.

Abondant sur tous les substratums possibles. Bien que le Peuplier, le Pin, le Sapin et le Chêne fournissent la plupart des étais des mines, nous l'avons rencontré parfois sur le Hêtre, l'Aulne, plus rarement le Tremble et le Peuplier.

Des déformations nombreuses de cette espèce, provenant de lieux obscurs, ont été décrites et figurées. Ce n'est d'ailleurs qu'une répétition de ce qui s'observe dans la plupart des espèces du genre (2). Viviaud (3), puis M. Cabasse et le D^{r} Masson (4) décrivent, sous le nom de *Pleurotus cornucopiæ*, une forme des lieux obscurs que Quelet considère comme une variété à chapeau rudimentaire et à stipe allongé, de l'espèce qui nous occupe. Planchon (5) considère comme variétés botrytiques deux formes de ce champignon décrites sous les noms de *Clavaria polymorpha*, Tonclin, *Agaricus convivarum* Del. Phillips (6)

---

(1) Roumeguère, *Nouvel examen des Champignons des galeries thermales de Luchon* (Rev. mycol., 1882, p. 163).

(2) Roumeguère, *Sur une monstruosité de l'Agaricus* (*Pleurotus*) *conchatus* Bull. (Bull. Soc. bot. Fr., t. XIV, p. 282).

(3) Viviaud-Morel, *Déformations de l'Agaricus ostreatus* (Ann. Soc. bot. de Lyon, 1877, p. 75-78, pl. V).

(4) E. Ferry, *Pleurotus cornucopiæ* Paulet, *Pleurotus cornucopioides* Fries (Rev. mycol., 1894, p. 23, 1 pl.).

(5) J.-E. Planchon, *Notes mycologiques sur l'Agaricus convivarum* Del. *et le Clavaria polymorpha* Tonclin, *formes monstrueuses de l'Ag. Ostreatus* Jacq. (Bull. Soc. bot. de Fr., XXIX, 1882).

(6) W. Phillips, *Monstruosités observées sur des Hyménomycètes* (Rev. mycol., 1884, p. 92).

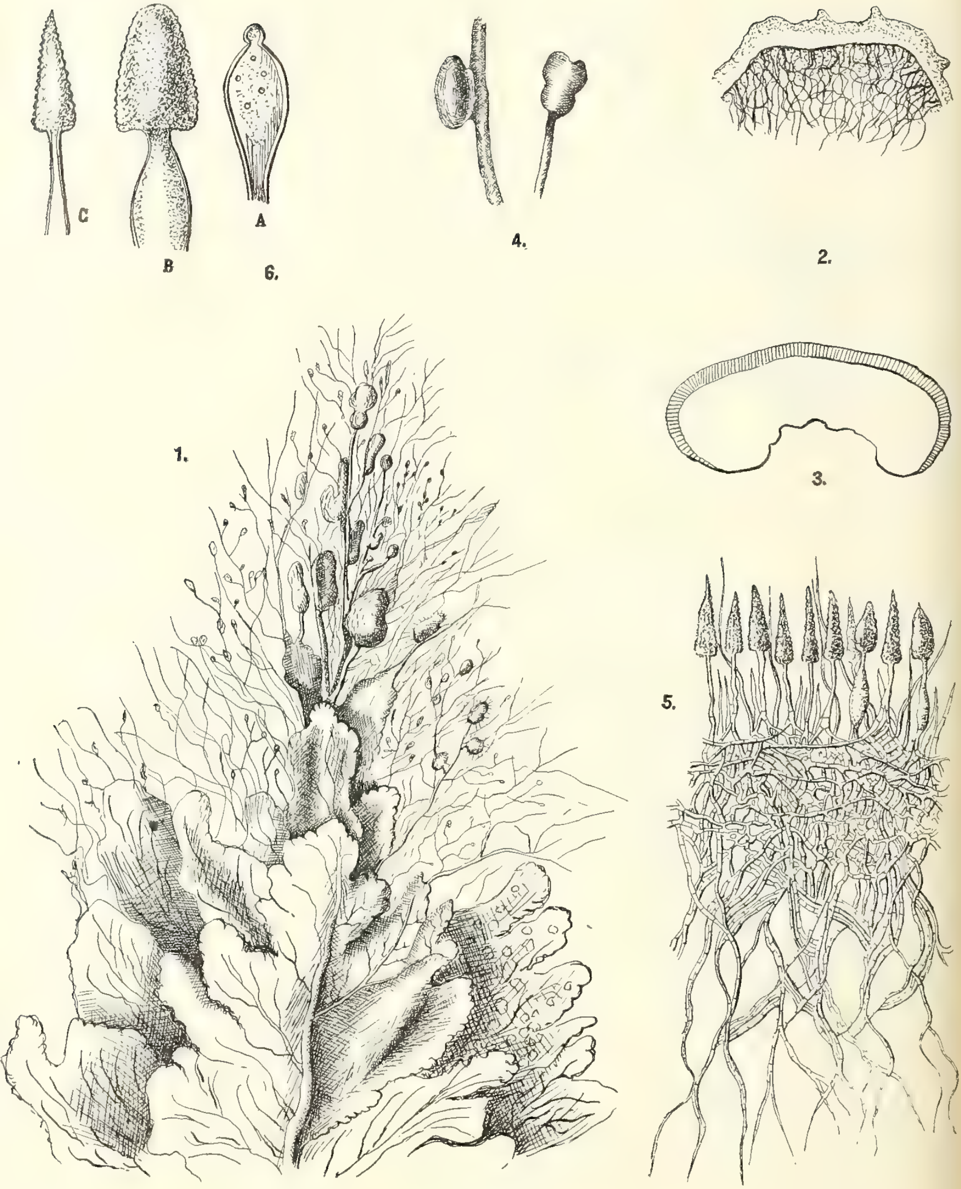


Fig. XXXV.

Pleurotus ostreatus Fr. des mines souterraines. 1, allure générale du champignon, resté à l'état mycélien très condensé ; 2, coupe schématique des plaques crustacées formant la base de l'échantillon figuré en 1 ; 3, coupe schématique d'un renflement des cordons du mycélium figuré en 4, avec leur allure morphologique. Gr. 20 diam. ; 5, coupe transv. d'un renflement montrant un hyménium stérile où les hyphes sont toutes transformées en cystides, couvertes de granules d'oxalate de calcium, Gr. 526 diam. ; 6, cystides *a*, normales, *bc* des types souterrains. Gr. 1000 diam.

indique comme provenant d'un lieu souterrain de Kings Lynn des échantillons dont les stipes sont allongés et dont le chapeau normalement tourné vers le bas présente un hyménium fertile. Les échantillons récoltés par nous dans les mines et les cavernes naturelles, montrent des déformations ultimes. Tantôt dans certaines cavités ils restent à l'état de mycélium filamenteux, cotonneux, épais de 0^{m},01 à 0^{m}.02 et pouvant atteindre 0^{m},10. Ces champignons ne tentent jamais de donner un appareil sporifère (mines du Creusot, d'Autun).

D'autres fois ils forment de nombreux filets entre-croisés dans tous les sens et prennent l'aspect de plaques coralliaires. Çà et là on observe de petites boules blanches charnues. La base du champignon est formée de larges plaques foliacées d'un gris sale, présentant des espèces de grosses nervures moniliformes. Ces échantillons aqueux, dressés ou rampants, sont complètement dénués de toute trace de chapeau (fig. XXX).

Aux déformations morphologiques correspondent des variations dans la constitution anatomique. M. Patouillard (1) a signalé des conidies terminales que M. Matruchot (2) ne considère que comme des basides extra-hyméniales à un seul stérigmate et auxquelles il donne le nom de pseudo-conidies.

Patouillard (3) signale cependant des basides terminées par une partie effilée avec sphère, mais tandis que les spores se détachent très facilement, ces petites boules résistent et il les considère comme une partie étirée de la baside. Heckel (4) a trouvé les stades de passage entre cette monstruosité et le terme parfait : il a vu des corps sphériques qui ne se détachent pas de la partie effilée qu'ils surmontent ; il les considère comme de véritables spores déformées. Patouillard au contraire pense qu'on ne doit voir là que des sphères terminales de cystides devenues pileuses et rejetées sur le côté du poil par suite de l'hypertrophie de l'organe.

---

(1) N. Patouillard, *Les conidies du Pleurotus ostreatus* Fr. (Rev. mycol., n° 9, 1881, p. 37, 1 pl.). — Id., *Tabulæ analyticæ fungorum*, Paris 1883, in-8°, avril.

(2) Matruchot, *Recherches biologiques sur les Champignons* (*Pleurotus ostreatus*) (Rev. gén. de Bot., 1897, p. 81).

(3) Patouillard, *Sur quelques modes nouveaux ou peu connus de reproduction secondaire chez les Hyménomycètes* (Rev. mycol., X, 1881, p. 11).

(4) Heckel, *Remarque à propos de la note de M. Patouillard sur les conidies du Pleurotus ostreatus* Fr. (Rev. mycol., n° 9, 1881, p. 9).

Boudier (1) attribue les déformations signalées par Patouillard au développement d'un insecte. Quant à Gillot (2), il pense que ces déformations ainsi que les franges pilosiques, l'élongation du stipe, des basides et les villosités du pied ne sont dues qu'à l'absence de lumière et à l'humidité.

§ III. — Résultats généraux de l'étude des Champignons souterrains.

Il est probable que les Champignons hôtes des cavernes sont issus de myceliums ou de spores venant de la surface du sol et que dans ces stations, où les conditions climatologiques sont tout à fait différentes, ils vivent entièrement déformés et disparaissent après une ou plusieurs générations.

L'étude microscopique a montré une variation beaucoup moins profonde dans les espèces des cavernes ordinaires que dans celles des avens profonds, lesquelles sont toujours petites et déformées. Ainsi le *Mycena vulgaris* Fr., rencontré dans onze avens sur seize, est toujours dépourvu de spores.

Les variations polymorphiques attaquent l'espèce non seulement dans sa forme, mais dans sa fonction de reproduction, nous avons vu que l'action peut aller plus loin et qu'il y a alors disparition de l'appareil hyménial lui-même.

Les déformations produites sur les Champignons souterrains étudiés précédemment sont les suivantes : Allongement du stipe, atténuation de la couleur, réduction et polymorphisme du chapeau, variation dans la formation de l'hyménium, perte de la faculté de produire des spores, disparition de l'appareil sporifère, production de conidies.

Chez toutes les espèces rencontrées nous avons observé une tendance à l'allongement : le pied s'est particulièrement développé par suite de son entière croissance dans une atmosphère humide et calme où la transpiration est pour ainsi dire nulle.

---

(1) Boudier, *Sur les causes de productions des tubercules pileux des lames de certains Agarics* (Rev. gén. de Bot., 1893, p. 29 ; Rev. mycol., 1894, p. 36).

(2) X. Gillot, *Notes mycologiques* (Rev. mycol., 1884, p. 667).

La station cavernicole tend à diminuer la vivacité de la teinte, surtout chez les espèces jaunes ou rouges.

La coloration plus ou moins intense des granules pigmentaires souvent localisés dans les hyphes épidermiques, peut résulter de l'abaissement de la température. MM. Roumeguère et Gillot (1) considèrent que la sécheresse prolongée jointe à une basse température doit ralentir la formation des granules colorants des *Agaricinées*. Or, dans les cavernes la température n'est que moyenne (11 à 15°) et de plus l'humidité atmosphérique y est constante.

Enfin, nous avons constaté que certaines espèces (*Telephora*, *Agaricus*), blanches au moment de leur récolte, brunissaient rapidement, puis devenaient noires après exposition à la lumière. Ce changement de couleur ne peut-il être attribué à la présence dans les tissus de ces champignons d'une sorte d'oxydase capable de donner naissance au contact de l'air à une couleur particulière. Ces échantillons placés directement dans l'alcool ne changeaient pas de couleur.

Le milieu souterrain est la cause des nombreuses modifications du chapeau qui, contrairement au stipe, subit une grande réduction (*Crepidotus*, *Hypholoma*, *Coprinus*) et se résout parfois en un simple granule (*Lentinus*, *Hypholoma*).

Un phénomène très général chez les Champignons des souterrains est la transformation coralloïde des différentes parties de l'hyménophore. Cet allongement a lieu aux dépens des bords du chapeau, comme cela a été signalé par Nées et Tsenbeck (2) pour un échantillon javanais qu'ils considèrent comme intermédiaire entre les *Polyporus pleuropodes* et *P. ambounenseum* Fr. et qui semble être simplement une déformation de *P. amboinesse*.

Parfois les Champignons entiers prennent la forme rameuse, ce qui explique que certains auteurs les ont décrits comme de nouvelles espèces. Ainsi Bulliard (3) figure sous le nom de

---

(1) X. Gillot, *Observations sur la couleur des Champignons* (Rev. mycol., 1882, p. 15).

(2) Nées ab. Tsenbeck, *De Polyporus Pisachapani singulari fungorum javanicorum species*, 1826, 1 pl.

(3) C. Roumeguère, *Note sur le Boletus ramosus* Bull., *récemment trouvé en Belgique* (Rev. mycol., n° 9, 1881, p. 3).

Boletus ramosus une forme dégénérée de *P. imbricatus* Bull. (var. *ramosus* Fr.) qu'il a lui-même décrite.

Cette transformation rameuse a été observée par Van Bambeke (1) et Sorokine (2) chez *Polyporus sulfureus* Bull., et par nous-même chez un grand nombre d'espèces.

Le développement de l'hyménium et sa constitution sont en rapport avec les variations morphologiques. Il se développe sur une partie quelconque de l'hyménophore. Nous avons, en effet, rencontré des *Polyporus*, présentant des tubes sur le stipe, et des *Crepidotus* pourvus de lames à la base. Chez la plupart des espèces souterraines les lames ou les tubes se développent à la face supérieure où ils sont le siège de grandes déformations.

Les lames qui demeurent normales ou s'anastomosent (*Pholiota*) subissent toujours une grande réduction ; quelques-unes seulement arrivent à maturité tandis que les autres restent non différenciées (*Schizophyllum*, *Crepidotus*) ; parfois elles s'allongent d'abord, se bifurquent ensuite, perdent leur hyménium, c'est un véritable retour à la vie végétative (*Schizophyllum*, *Hypholoma*, *Lenzites*). Quelquefois enfin les bords du chapeau se relevant à l'intérieur, celui-ci devient infundibuliforme et les lames se développent à l'intérieur de l'entonnoir ainsi formé (*Crepidotus*, *Lentinus*).

Des transformations analogues ont lieu chez les Porées ; ici les tubes peuvent s'isoler, s'allonger, se fermer et l'hyménium s'étaler à leur surface. On se trouve alors en présence de types intermédiaires entre les *Polyporées* et les *Hydnées*.

Dans certains cas les filaments de la couche hyméniale s'allongent, les cystides sont alors entraînées et greffées latéralement (*Lenzites*). Dans d'autres espèces tous les éléments s'allongent et repassent à l'état de vie végétative. Ce fait n'est pas spécial à la station souterraine car S. Hartig l'a observé sur les espèces superficielles suivantes : *Agaricus melleus*, *Agaricus tenerrinus* Berk., *Merulius lacrymans* Wulf.

A mesure que les espèces se dégradent, l'hyménium et le revêtement épidermique s'unifient, il peut arriver alors aux basides d'émerger sur l'une ou l'autre face, parfois même sur les deux (1). Chez les espèces fixées latéralement, la formation hyméniale surnuméraire provient du développement continu de l'hyménium normal passant en surface (2) (*Polyporus*, *Lenzites*, *Crepidotus*).

---

(1) Van Bambeke, *Sur un exemplaire monstrueux de Polyporus sulfureus* Bull. (Bull. Soc. mycol. de Fr., t. XVIII, 1902, p. 54).

(2) Sorokine, *Matériaux pour la flore cryptogamique de l'Asie centrale* (Rev. mycol., 1890, p. 51, 1 pl.).

Nous avons en effet trouvé fréquemment des tubes à la face supérieure et inférieure de quelques *Polyporus*, mais jamais, comme l'a signalé Patouillard, de basides libres à la surface du chapeau (3).

Tous les faits précédemment énoncés confirment l'opinion de Patouillard (4), pour qui toutes les hyphes d'un champignon ont une valeur égale : les modifications qu'elles subissent se produisant sous l'action des agents extérieurs, en vue d'assurer la complète évolution de quelques-unes d'entre elles destinées à perpétuer l'espèce.

Enfin il est des cas où la surface sporifère ne présente que des cystides fortement allongées, couvertes parfois d'oxalate de calcium et présentant dans l'ensemble une grande analogie avec la cuticule du chapeau (*Pleurotus*), fait qui confirme l'opinion de Fayod (5) : « La cuticule de certains champignons est développée comme un hyménium stérile dans lequel on reconnaît les éléments qui correspondent les uns aux basides, les autres aux cystides ».

Des courbures s'observent sur les stipes allongés, atteignant parfois pour *Coprinus micaceus* Fr. ou *C. digitalis* Batsch. jusqu'à $0^{m},22$ de longueur. Elles ne s'observent que sur les échantillons suspendus à des voûtes. Dans ces conditions le chapeau se dirige vers le sol. Mais lorsqu'il approche de son épanouissement le pied se redresse peu à peu et en se recourbant place le chapeau dans une situation telle, que le sommet organique est dirigé vers la voûte et les lames regardent le sol. On rencontre ainsi des touffes d'*Agaricus*, d'*Hypholoma* et de *Coprinus*, formant de gracieuses girandoles par suite de la courbure du pied.

---

(1) Ed. Heckel, *De la formation de deux hyméniums fertiles sur l'une et l'autre face du chapeau dans un Polyporus applanatus* Wollr. (Rev. mycol., X, 1888, p. 5).

(2) P. Vuillemin, *Remarques sur la production des hyméniums adventices* (Bull. Soc. mycol. de Fr., I, VII, 1891, fasc. 1).

(3) N. Patouillard, *Note sur la présence des basides à la surface du chapeau des Polypores* (Bull. Soc. mycol. de Fr., vol. V, 1889).

(4) N. Patouillard, *Sur la localisation de l'hyménium* (Rev. mycol., 1883, p. 1).

(5) In de Seynes, *Recherches pour servir à l'histoire naturelle et à la flore des Champignons du Congo français*. Paris, Masson, 1897.

L'allongement des stipes semble plutôt dû à l'expansion des cellules qu'à leur multiplication. Ayant comparé des coupes longitudinales de pieds de plusieurs espèces, notamment d'*Hypholoma fasciculare* Huds., cavernicoles à d'autres pratiquées sur des échantillons normaux et de même taille, nous avons constaté que les cellules ou hyphes centrales des échantillons souterrains étaient à peine modifiées, tandis que celles de la périphérie, moins nombreuses que dans les échantillons normaux, renfermaient une masse protoplasmique vacuolaire et étaient considérablement allongées.

La résistance du stipe est si faible, que les courants d'air peuvent en changer la direction. Dans les catacombes de Paris, nous avons vu des Coprins antérieurement dirigés dans un sens, changer d'orientation avec le sens des courants d'air. Toute action de phototropisme devant être écartée.

Contrairement à ce qui se passe chez les Cryptogames, quelques stipes présentent le phénomène de la fasciation observée si souvent chez les Phanérogames ; d'autres deviennent spiralés. Le chapeau lui-même peut subir aussi une déformation analogue ; ainsi nous avons observé chez *Hypholoma fasciculare* Huds. que les deux moitiés du chapeau se relèvent et s'accolent, comme les ailes d'un papillon au repos. Ces déformations sont dues à des causes mécaniques, liées à la nature du sol : la plupart des types fasciés s'étant développés dans des caillasses ou des sables au sein desquels ils ont été gênés et comprimés au cours de leur développement

Dans quelques espèces, les spores parfaitement normales existent en telle quantité qu'elles laissent déposer sur le papier l'élégant dessin du chapeau (*Polyporus*). Peut-être faut-il chercher la cause du phénomène, en dehors de l'action de la lumière, dans certaines conditions particulières de milieu : aération, humidité, chaleur, etc.

Les formes cavernicoles sont généralement stériles, notamment celles qui proviennent d'avens profonds.

Néanmoins les trois espèces suivantes, quoique essentiellement cavernicoles, ont été rencontrées pourvues de spores :

Mycena vulgaris Bull.
Se rapportant à la variété *A* de Bull.
Peziza scutellata L. Décolorée.
Hypholoma fasciculare Huds.
Dans quelques cavités seulement.

Il semble que l'obscurité totale soit pour beaucoup dans la disparition de la faculté sporifère. Mais dans les espèces où les spores sont normalement développées à l'abri du jour comme dans les Ascomycètes à stroma, cette faculté est conservée.

Xylaria arbuscula Sacc.
— *polymorpha* Auch.
Geoglossum sp. !

Quelques formes montrent une réduction, mais seulement dans le nombre de spores formées ; ces dernières pouvant parfois se déformer, s'allonger et devenir boudinées (*Collybia platyphylla* Pers.). Mais il n'existe aucun rapport entre la perte des spores et le degré de déformation des échantillons ; quelques-uns très dégénérés, étaient encore fertiles (*Crepidotus*, *Polyporus*).

Les spores étaient-elles douées de propriétés germinatives ? Malgré tous nos efforts, nous n'avons pu les faire germer. Mais des expériences négatives, en pareille matière, ne permettent pas de conclure, il n'existe que peu d'exemples de culture de Champignons hyménomycètes en partant de la spore (1).

Les basides peuvent persister dans quelques espèces, mais dans ce cas elles restent le plus souvent sans produire de spores.

Les basides peuvent également se déformer, se contourner irrégulièrement, ou devenir filiformes et produire encore des stérigmates. Enfin elles peuvent s'allonger démesurément et donner brusquement naissance à une spore terminale unique sans production de stérigmate. Dans un milieu très humide cette spore germe et donne un filament qui morphologiquement peut représenter un stérigmate unique ou être considéré comme la manifestation d'un retour à la vie végétative... Nous avons pu en effet saisir tous les termes de passage depuis la baside normale jusqu'à cette dernière transformation.

---

(1) Costantin, *Étude sur la culture des Basidiomycètes* (Rev. gén. de Bot., 1896, III, p. 489-511). — J. Matruchot, *Recherches biologiques sur les Champignons* (Rev. gén. de Bot., t. X, 1897, p. 81-102, 3 fig.).

Quelques auteurs : Tulasne (1), Patouillard (2), Richon (3), de Seynes (4) ont signalé la présence chez quelques espèces de filaments conidiens entre les basides (*Hydnum coralloïdes* Scop., *Corticium amorphum*, *Trametes; Aleurodiscus amorphus* Pers., *Hydnum erinaceus* Bull.).

Ici les espèces asporogènes produisent fréquemment des conidies se développant sur le mycélium, le chapeau ou les lames. Elles varient suivant les espèces : tantôt ce sont des conidies exogènes terminales ou en bouquets (*Polyporus annosus* Fries.), tantôt au contraire elles sont endogènes comme celles que Van Bambeke a observées (5) ainsi que de Seynes dans la trame du *Polyporus sulfureus* Bull.

Chez les *Polyporus*, les tubes renferment fréquemment des conidies. Ces conidies, analogues à celles qui ont été signalées par Patouillard (6), ou bien se développent sur des conidiophores spéciaux libres ou greffés sur des échantillons normaux ; ce sont alors de véritables *Ceryomyces* ou *Ptychogaster*, formes conidiales des *Polyporus* signalés par quelques auteurs (7) et identifiés par de Seynes (8).

---

(1) Tulasne, *Observations sur l'organisation des Trémellinées* (Ann. des Sc. nat., 1867, 3e série, t. XIX, p. 193).

(2) N. Patouillard, *Catalogue raisonné des plantes cellulaires de la Tunisie*. Impr. Nation., Paris, 1897.

(3) Richon, *Note sur le Corticium amorphum* (Bull. Soc. bot., 1877, t. XXIV, p. 148).

(4) De Seynes, *Conidies de l'Hydnum coralloides* Scop. (Bull. Soc. myc. de Fr., 1891, p. 77).

(5) Ch. van Bambeke, *Sur un exemplaire monstrueux de Polyporus sulfureus* Fries (Bull. Soc. mycol. de Fr., 1902, t. XVIII, 1er fasc., p. 54).

(6) N. Patouillard, *Quelques observations sur l'hyménium des Basidiomycètes* (Rev. mycol., 1883, p. 167).

(7) N. Patouillard, *Contribution à l'étude des formes conidiales des Hyménomycètes* (*Ptychogaster aurantiacus*) (Rev. mycol., 1885, p. 28). — Id., *Ptychogaster lycoperdon* (Journ. de Bot., n° 8, 1887, p. 113).

E. Boudier, *Description de deux nouvelles espèces de Ptychogaster* (Journ. de Bot., n° 1, février 1887). — Id., *Note sur une forme conidifère du Polyporus biennis* Bull. (Soc. bot. de Fr., 1888, 1 pl.)

(8) De Seynes, *Un Ptychogaster du Congo* (Rev. mycol., 1894, p. 59, 1 pl.). —

L'obscurité jointe à la température peu élevée et l'humidité constante sont les causes de ces déformations et Brefeld (1) a démontré qu'à l'obscurité le chapeau et les organes reproducteurs de certaines espèces restent à l'état stérile et rudimentaire. *Coprinus stercorarius* Fr., *C. plicatilis* Fr., *C. ephemerus* Bull., d'autres espèces *C. niveus* Pers., *C. nycthemerus* Fr., restent stériles.

L'humidité allonge les hyphes et les rend stériles. Cependant la plupart des Ascomycètes sont restés fertiles, soit parce que l'humidité leur était indifférente, soit parce qu'elles étaient protégées par un stroma.

Ce n'est donc pas à l'obscurité seule, mais à l'ensemble des conditions de milieu constituant la station cavernicole que doivent être attribuées les anomalies étudiées ici.

Au point de vue philosophique, tous ces écarts ne constituent pas une infraction aux lois générales et nous leur appliquerons ce que disait Montaigne dans ses Essais : « Nous appelons contre nature, ce qui advient contre coutume ; rien n'est que selon elle ».

Id., *Recherches pour servir à l'histoire naturelle des végétaux inferieurs.* II, *Polypores.* Paris, 1888.

(1) Ledner, *Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des Champignons* (Thèse Genève, 1897).

TROISIÈME PARTIE

ORIGINE DE LA FLORE DES CAVERNES

L'origine de la flore des cavernes peut être proxime ou éloignée. Le premier cas est de beaucoup le plus fréquent ; tandis que le second ne se trouve réalisé que dans des circonstances assez rares, et cela va de soi, les chances de développement pour les germes transportés à de grandes distances, et tombant souvent au dehors des conditions optima, étant relativement moins nombreuses.

Ce sont les plantes du voisinage immédiat, qui, en grande majorité, pénètrent dans les cavernes, et encore faut-il pour cela que les conditions de développement qu'elles requièrent ne soient pas trop en contradiction avec celles que présentent ces cavités. Ainsi, les espèces submergées, comme certaines mousses, pour lesquelles l'optimum de l'intensité lumineuse pour la fonction chlorophyllienne correspond à l'insolation complète, ne s'aventurent jamais bien loin, et aussitôt que la lumière commence à diminuer, elles cessent de se développer.

Les espèces xérophiles, exigeantes aussi sous le rapport de l'intensité lumineuse, adaptées à une station sèche, ne pénètrent que dans les portions sèches des cavernes, et encore peu profondément. La véritable population cavernicole est constituée surtout par les espèces peu exigeantes et ubiquistes, ou bien par les espèces ombrophiles de différentes régions : région subalpine, région méditerranéenne, région sylvatique (zone inférieure et moyenne) qui trouvent déjà, dans les stations ombragées et fraîches des environs, des conditions favorables à leur développement.

A côté des espèces ubiquistes, il s'en trouve d'autres spéciales à chaque région. Ce fait est dû à ce que la population souterraine est toujours sous la dépendance étroite de la flore extérieure qui lui fournit des germes plus ou moins renouvelés qui sont l'origine des individus cavernicoles.

Les germes des espèces sont amenés le plus souvent par le vent, ou par les fragments de bois portant en eux les germes des espèces se développant ensuite en parasite.

Les chauves-souris sont aussi les grands pourvoyeurs des cavités, par leurs excréments, qui contiennent des spores de Champignons, de Mousses et même des graines de végétaux supérieurs.

Les cavités visitées par de nombreux touristes attirés par leur pittoresque, ainsi que les mines sont sans contredit les plus riches en végétaux, notamment en champignons, soit que les spores aient été introduites par les pieds des visiteurs, soit qu'elles aient été apportées avec les bois d'étayage.

D'après un grand nombre de constatations, c'est pendant les mois d'Octobre, Novembre et Décembre, que la végétation atteint son maximum d'intensité dans les grottes à cours d'eau souterrains. Aux autres époques, l'eau en augmentant lave les parois et rend impossible le développemeet de tout végétal. Plusieurs espèces rencontrées ne se trouvent pas à la surface des causses environnants. Il ne serait pas invraisemblable d'admettre le transport par les eaux souterraines, des germes restant sur le sol au moment du retrait des eaux aux périodes de sécheresses. L'examen microscopique des eaux souterraines a montré fréquemment la présence de spores.

Les plantes des cavernes ne sont donc que des espèces de la surface modifiées par leur vie à l'obscurité. Il n'existe aucune espèce souterraine qui n'aït à la surface un type analogue dont elle ne diffère que par une altération de la couleur et son allure générale ; et encore si la morphologie de la plante est modifiée, du moins trouve-t-on depuis la surface tous les termes de passages, de la forme normale à la forme cavernicole. C'est ce que nous avons très souvent observé pour les Mousses et les champignons : *Polyporus*, etc.

Dans les gouffres à large ouverture, les végétaux pénètrent partout, il en est du moins ainsi pour les espèces particulière auxquelles l'humidité est favorable. Dans les fonds ces échantillons sont de plus en plus modifiés. Ces déformations sont plus indépendantes de la place où elles s'accomplissent, que de l'époque depuis laquelle les espèces sont enfouies, le temps étant le principal agent transformateur.

Ces diverses espèces peuvent présenter des formes d'adaptation excessivement marquées, et elles arrivent quelquefois à différer tellement du type qu'on ne pourrait les y rattacher avec sécurité si l'on n'avait pour le faire une série d'intermédiaires. C'est pour les Champignons seulement que nous avons trouvé des types spécifiques propres aux cavernes. Sous ce rapport, les végétaux se montrent moins favorisés que certains groupes d'animaux, qui se sont adaptés et modifiés assez profondément pour donner de nombreuses espèces particulières étudiées par notre ami et collaborateur M. Viré.

La rareté des types spécifiques propres s'explique par la nécessité où sont la plupart des plantes des cavernes de ne pas quitter les stations éclairées. Si on peut trouver des représentants de différents groupes dans des endroits presque obscurs, on ne trouve à l'obscurité absolue, que des Algues et des Champignons.

Pour les Mousses lorsque la lumière atteint un certain degré d'atténuation, variable d'ailleurs avec chaque espèce, les spores venues de l'extérieur peuvent se développer en gamétophyte (Protonéma et tige feuillée) ; mais la plante, dans ces conditions défavorables, ne va pas jusqu'à former des gamètes ou, si elle en forme, la fécondation n'arrive pas à produire de sporophyte (Sporogone). Le cycle évolutif est forcément interrompu.

Pour la plupart des classes considérées l'individu persiste pendant un certain temps à l'endroit où il s'est développé, il peut s'y multiplier par voie végétative, conservant les modifications qu'il a acquises. Mais l'hérédité n'étant pas possible (exception qui semble cependant exister pour quelques rares Champignons), la fixation des caractères acquis n'est pas durable. L'individu disparu peut être remplacé par d'autres de même espèce provenant de germes extérieurs, mais ceux-ci ont à recommencer toute la gamme des variations.

Un certain nombre d'espèces (Mousses, Lichens, Hépatiques, Phanérogames) fructifient cependant, mais c'est dans le cas où les modifications sont le moins intenses et le moins appréciables. Il n'y a pas alors acquisition de caractères morphologiques nouveaux comme ceux des individus franchement cavernicoles.

La flore souterraine actuelle est donc un mélange de races soit normales, soit en voie de modification, soit même complètement modifiées. Ces races, dont les caractères sont parfois fixés, sont produites par les influences extérieures particulières au milieu, se survivent seulement par multiplication.

QUATRIÈME PARTIE

CONCLUSIONS

Le milieu biologique des cavernes ne diffère essentiellement de la surface du sol, que par l'absence de lumière et l'état hygrométrique de l'air qui est à peu près saturé de vapeurs d'eau.

Ces différences biologiques entraînent chez les êtres souterrains de très grands changements, auxquels ne résistent qu'un petit nombre de végétaux. La flore souterraine est donc restreinte. Elle l'est d'autant plus que l'on s'éloigne davantage des conditions normales de la surface. Il est intéressant de remarquer que l'ordre de décroissance de la flore, à partir de la surface du sol, est précisément identique à l'ordre de classification de la série végétale. Ce sont d'abord les Phanérogames qui disparaissent, les Cryptogames vasculaires ensuite, puis les Muscinées ; seuls les Thallophytes : Champignons et quelques Algues (*Protococcus*, *Nostocs*), se développent à l'obscurité totale.

Toutes les plantes subissent un allongement dû plutôt à l'extension des cellules qu'à leur multiplication. De là l'origine des bifurcations rencontrées chez les Fougères, les Muscinées et même chez les Champignons.

La flore Phanérogamique des gouffres comprend un petit nombre d'espèces diminuant à mesure qu'on pénètre plus profondément. Au delà de 50 mètres de profondeur on ne rencontre plus qu'*une quinzaine d'espèces communes, toujours les mêmes, quelles que soient les régions considérées.*

Ces espèces éprouvent des variations morphologiques dues à l'étiolement : élongation des tiges, des feuilles et des pétioles; espacement des feuilles sur la tige, celles-ci devenant fréquemment minces et panachées (*Rubus*, *Sambucus*), présentant une réduction et une oblitération des dentelures du limbe;

diminution du nombre des fleurs souvent décolorées, dont quelques-unes seulement donnent des fruits.

Les grains de chlorophylle devenus rares se rencontrent également dispersés dans les parenchymes des tiges, les épidermes et les poils.

Les variations anatomiques produites sont intermédiaires entre celles des espèces aquatiques et celles des végétaux arctiques. On constate une réduction des poils tecteurs, les poils sécréteurs s'allongent, contrairement aux organes internes de même nature qui restent invariables (Laticifères). Signalons cependant l'augmentation des cristaux d'oxalate de calcium et l'accroissement en nombre et en dimensions des cellules et canaux à tannin. On constate également le développement des tissus de soutien cellulosiques qui compense la diminution des éléments sclérifiés ; la localisation par plages des tubes criblés et la transformation collenchymateuse et parfois gommeuse des parenchymes libériens. Le bois est réduit, il en est de même du tissu palissadique des feuilles. Les parenchymes formés de cellules à parois fortement invaginées, présentent de grandes lacunes parfois considérables et de situation constante pour une espèce considérée.

Contrairement aux Phanérogames, les Cryptogames très nombreuses forment le fond de la végétation des gouffres et cavernes.

Les Fougères peu nombreuses restent sporifères, leurs frondes présentent souvent des bifurcations dues aux traumatismes, suivies de l'allongement rapide et exagéré des fragments ainsi séparés. Nous avons de ce fait ramené à l'état de simple forme causée par l'action de milieu la variété *Dedalea* Doll., du *Scolopendrium officinale* Sm.

Les Muscinées présentent, comme nous l'avons vu, un grand nombre de formes dues aux conditions de milieu et qui se rencontrent dans les cavités très éloignées, pourvu que les conditions soient semblables. Nos expériences ont montré que ces variations sont dues plutôt à l'humidité des gouffres qu'à l'obscurité partielle : les deux causes se réunissant ici pour produire les mêmes effets : diminution de la chlorophylle, espacement des feuilles sur la tige, allongement des feuilles et élargissement de leur nervure, réduction ou oblitération des dents, des poils terminaux et des marges. Le sporogone n'apparaît que rarement et dans ce cas n'arrive pas à maturité. Nous avons constaté le développement des appareils de multiplication : propagules, rhizoïdes, protonemas, et étudié une nouvelle forme de propagule partant des feuilles et des types particuliers de rhizoïdes protonémiques (*Amblystegium leptophyllum* Schim., *Barbula* sp !).

Les individus développés aux endroits obscurs sont en touffes maigres, souvent mêlés à des formes mycéliennes qui rappellent certaines symbioses lichénoïdes.

Les *Algues* appartiennent à des espèces inférieures pauvres en chlorophylle, dont quelques-unes vivent à l'obscurité totale; alors que quelques autres (*Diatomées*) sont déjà très déformées au fond des gouffres et ne se rencontrent jamais dans les eaux souterraines.

Le nombre restreint des Lichens est dû plutôt à l'excès d'humidité qu'à l'obscurité puisque dans les grottes sèches (Yonne, Italie) nous en avons rencontré à l'obscurité partielle et totale, tandis que les gouffres éclairés mais humides en sont à peu près dépourvus. Les échantillons récoltés sont pauvres en gonidies, manquent de spores, avec persistance ou non des thèques ; la plupart étaient sorédiés ou pourvus de spermogonies.

Quant à la flore mycologique, très restreinte à l'obscurité totale, elle est en rapport direct avec la profondeur et l'humidité. A mesure que l'on descend plus profondément dans les galeries humides la déformation augmente, les hyménophores deviennent coralloïdes, leur couleur s'atténue. Les surfaces hyménifères s'altèrent et deviennent stériles et l'on finit par ne plus trouver que des mycéliums byssoïdes. Dans les cavités profondes on ne trouve guère de champignons reconnaissables à une profondeur dépassant 50 mètres. Mais, au voisinage des cheminées d'aération (cheminées ou avens, fissures pour les cavernes, puits d'aérage pour les mines ou carrières) on observe des formes de *Stereum hirsutum* Willd., *Polyporus versicolor* L., *P. velutinus* Fr., *P. sulfureus* Bull., jusqu'à 300 mètres et plus de profondeur.

La nature du substratum ligneux semble indifférente aux espèces souterraines. Elles se développent sur toute espèce de bois (chêne, hêtre, charme, sapin, bouleau, etc.), sur l'humus et même sur les concrétions stalagmitiques humides.

Un grand nombre d'espèces donnent naissance à des mycéliums condensés, et la forme qu'affectent ces derniers semble être toujours la même pour un genre donné. C'est ainsi que l'on observe la forme *Rhizomorpha* chez *Polyporus sulfureus* Bull., *P. versicolor* L., *Stereum hirsutum* Willd., *Schizophyllum commune* Fr. qui peuvent également donner des formes sclérotiques. La forme *Ozonium* a été rencontrée chez la plupart des Coprins. Quoi qu'il en soit, ces formes n'offrent aucun caractère spécifique permettant de déterminer l'espèce correspondante.

Pour quelques-unes de ces espèces (*Polyporus sulfureus* Bull., *P. versicolor* L.) nous avons pu observer à tous les stades, le passage du mycélium à la forme *Rhizomorpha* pour arriver à la production d'un hyménophore.

L'hyménium se développe sur un point quelconque de l'hyménophore, sur les lames le plus souvent tournées vers le ciel, sur le chapeau, le pied, dans des tubes (*Polyporus*) dont il peut sortir pour se développer en surface sur le parenchyme séparant ces derniers. Enfin dans des tubes isolés (*Polyporus*), ou à leur surface, ce dernier cas constituant une sorte de terme de passage des *Polyporées* aux *Hydnées*.

Très rarement l'hyménium demeure fertile, mais il peut subsister sans présenter d'organes sporifères.

Il est intéressant de constater qu'un grand nombre d'espèces tant Ascomycètes (*Hypocrea*, *Verticillium*) que Basidiomycètes (*Crepidotus mollis* Scheff., *Polyporus sulfureus* Bull., *P. versicolor* L., *P. velutinus* Fr., *P. rheades* Pers., *Trametes gibbosa* Pers.) produisent des conidies soit sur leur mycélium, soit sur différentes parties de l'hyménophore. Ces conidies peuvent résulter de la transformation totale de la baside en conidie allongée, et sur une même espèce on peut trouver tous les termes de passage de la baside normale à la forme conidienne et au poil stérile.

Les filaments de la trame peuvent donner aussi directement des conidies soit isolées, soit portées par des ramifications en arbuscules ou dans l'intérieur de filaments terminaux (conidies endocellulaires); elles peuvent encore être développées sur des lames (*Lenzites*) dans l'intérieur de tubes (*Polyporus*) à la surface du chapeau (*Polyporus sulfureus* Bull., et *P. annosus* Fr.) ou sur des réceptacles particuliers appelés *Ptychogasters* (*Ceriomyces terrestris* Schulz.), *P. versicolor* L., *P. sulfureus* Bull.).

Enfin nous avons trouvé réunis dans l'hyménium d'un même tube (*Trametes gibbosa* Pers.) des basides transformées en conidies et d'autres ayant donné des spores.

Enfin dans les milieux fortement chargés de vapeur d'eau, basides et conidies peuvent faire retour à la vie végétative et se transformer en filaments stériles.

En résumé, si l'on considère l'action du milieu dans l'effet produit sur l'ensemble des organes d'un champignon déterminé, on constate les modifications suivantes :

1° Allongement du stipe.
2° Altération de la couleur.
3° Déformation de l'hyménophore.
4° Disparition de la faculté sporifère.
5° Disparition de l'appareil sporifère.
6° Production de conidies.

De l'ensemble de ces conclusions il résulte que l'obscurité continuelle, la température basse et variable, mais surtout l'état hygrométrique de l'air sont, ainsi que la pauvreté du substratum en matière nutritive, les principaux facteurs biologiques auxquels on peut attribuer les polymorphismes. Citons notamment l'altération ou la perte de la faculté sporifère rencontrée chez tous les Cryptogames cellulaires. Les organes de reproduction (spores) s'y trouvent remplacés par ceux de multiplication (*Lichens* : sorédies, spermogonies; *Muscinées* : propagules, protonema, rhizoïdes protonémiques; *Champignons* : conidies).

Le tableau suivant montre quelles sont les variations subies sous l'influence du milieu souterrain dans toute la série végétale.

- Allongement général.
  - Modifications de l'appareil végétatif. Présence de rares fleurs.. *Phanérogames.*
  - Pas de modification de l'appareil sporifère........... *Fougères.*
  - Tendance à la bifurcation.
    - Modification de l'appareil sporifère.
      - Disparition ou arrêt de développement du sporogone. Reproduction par propagules, protonema, Rhizoïdes..... *Muscinées.*
      - Thalle stérile......................... *Algues.*
      - Thèques vides, ou thalles ne présentant que sorédies ou spermogonies.. *Lichens.*
      - *Champignons.*
        - Hyménium subsistant.
          - Stérile.
          - Pourvu de conidies.
          - Transformation des basides en conidies.
        - Absence d'hyménium.
          - Nul. Hyménophore pourvu de filaments conidifères.
          - Hyménophore complètement stérile.
          - Type réduit à un mycélium plus ou moins condensé.
            - Stérile ou Conidifère.

BIBLIOGRAPHIE

L. J. B. Albertini, L. D. de Schweiniz, Conspectus Fungorum in Lusatiæ superioris agro-nikiensi crecentiam. Lep., 1805.

Anthouard, Compte rendu de la récolte de *Scolopendrium* anormal à l'aven de Sauve (Gard). *Bull. de la Soc. d'ét. des Sc. nat. de Nîmes*, 1903, p. xxxi.

D'Arbaumont, Simple note sur la production de la chlorophylle à l'obscurité. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 12 mars 1880, p. 89.

Artari, Ueber die Entwicklung der grünen Algen mit Ausschluss der Bedingungen der Kohlensaüre-Assimilation. *Bull. de la Soc. imp. des Sc. nat. de Moscou*, 1899, p. 39, nº 1, 2ᵉ série, t. III, publié en 1900.

G. F. Atkinson, On the structure and dimorphism of Hypocrea tuberiformis. *Botanical Gazette*, 1891, p. 282; *Rev. mycol.*, 1892, p. 82.

G. Bonnier et Mangin, L'assimilation chlorophyllienne séparée de la respiration. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1886, 7ᵉ série, t. III, p. 5.

G. Bonnier, Germination des Lichens sur les protonéma des Mousses. *Rev. gén. de Bot.*, 1889, t. I, p. 165.

Id., Culture expérimentale dans les Alpes et les Pyrénées. *Rev. gén. de Bot.*, 1890, p. 513, 12 fig., 4 pl.

Id., Observations sur la flore alpine d'Europe. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 4ᵉ série, t. X, p. 5.

Id., Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 7ᵉ série, t. XX, p. 217.

Id., Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées. *Rev. gén. de Bot.*, 1894, t. VI, p. 505.

Id., Recherches sur l'anatomie expérimentale des végétaux. Corbeil, 1895, in-8º, 27 pl.

Id., Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. *Rev. gén. de Bot.*, 1895, t. VII, p. 241.

Id., Expériences sur la production des caractères alpins des plantes par l'alternance des températures externes. *C. R.*, 1898, t. CXXVII, p. 307.

Id., Caractères anatomiques et physiologiques des plantes rendues artificiellement alpines par l'alternance des températures externes. *C. R.*, 1898, t. CXXVII, p. 1143.

Id., La géographie botanique expérimentale. *Ann. de Géogr.*, mai 1902.

G. Bonnier et Flahault, Sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. *Ann. Sc. nat. Bot.*, t. VII, 6ᵉ série, p. 93.

E. Bastit, Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des Mousses. *Thèse Paris*, 1891, 116 p., 2 pl.

J. Bolton, Geschichte der Merckpilze, 1795.

Bommer et M. Rousseau, Contribution à la flore mycologique de la Belgique. *Bull. Soc. roy. Bot. de Belg.*, 1891, p. 205-302.

J. Borodin, Action de la lumière sur la répartition des grains de chlorophylle dans les parties vertes des Phanérogames. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1869, 5ᵉ série, t. XII, p. 80.

N. Boulay, De la distribution géographique des Mousses dans les Vosges et le Jura. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1871, t. XVIII, p. 178.

Id., Flore cryptogamique de l'Est, Muscinées, 1872, 1 vol. in-8º.

Id., Notice sur les travaux bryologiques de Prost dans les environs de Mende (Lozère). *Rev. Bryol.*, 1874.

Id., Muscinées de la France, 1re partie, *Mousses*, 1884.

Id., Muscinées de la France, 2^{e} partie, *Hépatiques*, 1904.

E. Boudier, Sur une anomalie remarquable de l'*Agaricus maculatus*. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1872, t. XIX, 3 p. in-8°, 1 pl., p. 141-143.

Id., Note sur un développement gémellaire du *Phallus impudicus*. *Rev. mycol.*, 1887, p. 3, fig.

Id., Description de deux nouvelles espèces de *Ptychogaster*. *Journ. de Bot.*, n° 1, février 1887.

Id., Note sur une forme conidifère du *Polyporus biennis*. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1888, 1 p.

Id., Sur une anomalie morchelloïde d'un *Cortinarius scutulatus* Fr. *Soc. mycol. de Fr.*, 1890, p. 169, fig.

Id. Sur les causes de production des tubercules pileux des lames de certains Agarics. *Rev. gén. de Bot.*, 1893, p. 29; *Rev. mycol.*, 1894, p. 36.

R. Bouilhac, Sur la végétation d'une plante verte, le *Nostoc punctiforme*, à l'obscurité absolue. *Thèse Paris*, 1898, et *C. R. Acad. des Sc.*, mai 1898, p. 1583.

E. Bourquelot et A. Arnould, Note sur le réseau et les squames du pied des Bolets. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, 1893, p. 76; *Rev. mycol.*, 1893, p. 165.

J.-B. Boussingault, De la végétation dans l'obscurité. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1864, 5^{e} série, t. I, p. 314.

Id., Agronomie, 1864, t. III, p. 266.

G. Bouvet, Liste des Muscinées récoltées en juin 1870, dans le Morvan. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1870, t. XVII, p. 113.

Braun, Ueber ein grosses Exemplar des *Polyparus Schweinitzii*. *Pilze bei Brandenbg.*, 1875, p. 78; in *Bot. Zeit.*, 1875, p. 330.

O. Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der *Mykologie*, VIII. Heft III (*Autobasidiomyceten*). Leipzig, Arth. Felix, 1875.

Id., Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. Leipzig et Münster, 1872-95, in-4°, avec 102 pl.

De Brondeau, Cryptogames de l'Agenais, 1880, fasc. 3, tab. V-VII.

P. Bulliard, Champignons de la France, 1791.

G. Cabanes, Le *Scolopendrium officinale* L., var. *Dedalea* Doll. Plante nouvelle pour la flore française. *Bull. Soc. d'ét. des Sc. nat. de Nimes*, 1895, p. 14-16, 1896, p. 52-60, avec 1 pl.

A. de Candolle, Flore de France (*Rhyzomorpha*, *Byssus*, etc.).

Id., Synopsis floræ galliæ, 1855. (Description de deux Clavaires monstrueuses des thermes de Courmayeur.)

Id., Géographie botanique raisonnée où l'exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle. 2 vol., Paris, 1855 (Chap. XIV, *Souterrains et Cavernes*).

C.-E. Cazin, Notice sur les Champignons qui croissent dans les galeries souterraines de l'établissement thermal de Bagnères-de-Luchon, Paris, 1859. *Ann. de la Soc. d'hydrol. médic. de Paris*, 1859, t. V; *Rev. mycol.*, 1859, p. 25.

Charneau, Lettre sur un Champignon méconnaissable. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1863, t. X, p. 571.

P.-G. Charpentier, Sur la physiologie d'une Algue verte. *Ann. de l'Inst. Past.*, *n° 6, juin 1903, et Th. doct. ès sc.*

Ad. Chatin, Anatomie comparée. Plantes aquatiques. Paris, 1859.

Id., Cas de tératologie offert par un Bolet (*Boletus cyanescens*). *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1860, p. 439.

Fr. Chevallier, Flore des environs de Paris, I, 1826-1827, p. 80.

Id., Fungorum et Byssorum illustrationes, fasc. I et II. Lepsiæ, 1837, avec 82 pl.

Dr Clos, Lettre de M. de Clos à M. Malinvaud sur une nouvelle localité française de l'*Hymenophyllum tunbridgense*. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1903.

Id., Discussion de quelques points de glossologie botanique. *Bull. Soc. Bot.*, t. IV, 1856, p. 744. (Anomalies du *Boletus edulis*.)

E. Coemans, De l'existence des Conidies chez les Agaricinées (*Spicil.*, n° 5, 1862). Bruxelles, in-8°, 1 pl.

M. C. Cooke, Circumnutation in Fungi. *Journ. of the Quikett. microscopical Club*, 2e série, 1884.

C. Correns, Ueber die Vermehrung der Laubmoose durch Blatt und Sprosstecklinge. *Ber. der deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1898, p. 23-24. Cf. etiam ibid., 1897, p. 374.

J. Costantin, Étude sur la culture des Basidiomycètes. *Rev. gén. Bot.*, III, 489-511 (*Polyporus, Pholiota, Clitocybe, Boletus, Nyctalis, Clavaria, Marasmius*. Paris, 1890, 1 pl.

J. Costantin et L. Matruchot, Sur la fixité des races dans le Champignon de couche. *Bot. Centralbl.*, 1895, p. 64.

J. Costantin, Les Mucédinées simples. Paris, 1888.

J. Costantin et L. Matruchot, Sur la culture du Champignon comestible dit : « Pied Bleu » (*Tricholoma nudum*). *Rev. gén. de Bot.*, 1901, t. XIII, p. 449-475, avec 5 fig., texte et 1 pl. photogr.

J. Costantin, Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1883, 6e série, XVI, p. 5, 176, pl. I à VIII.

J. Costantin, Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6e série, t. XIX, 1884, p. 287.

Id., Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 7e série, 1885.

Courcier, Champignon de couche de dimensions peu communes qui a pris ce développement remarquable grâce à des arrosements avec une solution de nitrate de potasse. *Journ. Soc. d'Hort. de Fr.*, 1877, p. 235-236.

L. Crié, Recherches sur les Dépazées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, VI, VII, 1878.

Daguillon, Sur un chapeau anormal de *Tricholoma nudum*. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, XVI, 1900.

P. Dehérain, Respiration des plantes aquatiques à l'obscurité. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1868, 5e série. t. IX, p. 267.

P. Duchartre, Observations sur le retournement des Champignons. *C. R. Acad. des Sc.*, 1870, p. 776.

Duclaux, Traité de microbiologie, 1898, t. I, p. 309 (Action de la lumière).

Dudley, Les Champignons destructeurs du bois. *Rev. de mycol.*, 1889, p. 85.

L. Dufour, Influence de la lumère sur la forme et la structure des feuilles. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1887, 7e série, t. V, p. 311.

Durand, Recherche et fuite de la lumière par les racines des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 3e série.

Dutrochet, De l'inflexion des tiges végétales sur la lumière colorée. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1843, 3e série, t. XX, p. 329.

Edwards et Collin, De l'influence de la température sur la germination. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1834, 2e série, t. I, p. 257.

F. Eichelbaum, Bildungs-Abweichungen mehrerer Arten der Gattung Agaricus. *Sitzgsb. d. Gesell. f. Bot. in Hamburg*, III, p. 72.

Id., Erster Nachtrag zu dem Verzeichnis der Hymenomyceten. *Sitzgsb. d. Gesell. f. Bot. in Hamburg*, III, fig. 79.

Id., Ueber Conidienbildung bei Hymenomyceten. *Gesell. f. Bot. zu Hamburg*, févr. 1885.

Id., Ueber proliferierende Sprossungen bei Hyphomycet. (1 pl.). *Bot. Centralbl.*, 1886, p. 193.

Id., Ein frisches Exemplar von *Agaricus velutipes ? Bot. Centralbl.*, 1887, p. 378.

Id., Neuere mykolog. Beobachtungen. *Bot. Centralbl.*, 1888, p. 113, fig.

Ed. Eidam, Ueber Beobachtung. an Schimmelpilzen. 58. *Jahresb. der Schles. Gesell. für vaterländische Cultur.*, 1880, p. 137.

J.-B. Ellis et Benjamin Everhart, Note sur un coprin sclérotoïde observé à Montana. *Rev. mycol.*, 1891, p. 18.

R. C. Ellsworth, Note on the flora of Mammouth cave Kentucky, *Journ. of Cincinnati nat. history Soc.*, vol. XIX, n° 2, mars 1897.

G. Engelmann, Les couleurs non vertes des feuilles et leur signification pour la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la lumière. *Arch. neerlandaises*, t. XXII, 1888, p. 1 à 57.

Etard, Les chlorophylles. *Ann. Chim. et Phys.*, 1898, 7e série, t. XIII.

Id., Chlorophylles et chlorophylles des Fougères. *Ann. de l'Inst. Pasteur*, 1898. t. XIII, p. 456.

A. Famintzin, Action de la lumière sur le changement de position des grains de chlorophylle dans les feuilles d'une espèce de *Mnium*. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1867, 5e série, t. VII, p. 197.

Id., L'influence de la lumière sur le verdissement des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1867, 5e série, t. VII, p. 193.

V. Fayod, Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricinées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1889, p. 182.

Ch. Fermond, Note sur une tige fasciée de *Cucurbita pepo* et sur une prolifération de l'*Agaricus edulis*. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1860, p. 107.

R. Ferry, Anomalies morchelloïdes du *Clitocybe nebularis*. *Rev. mycol.*, XV, 1893, p. 61, 1 pl.

Id., Recherches sur les matières sucrées contenues dans les Champignons. *Rev. mycol.*, 1893, p. 62.

Id., *Pleurotus cornucopiæ* Paulet; *Pleurotus cornucopioides* Fries. *Rev. mycol.*, 1894, p. 23, 1 pl.

Ed. Fischer, Notice sur le genre *Pachyma*. *Rev. mycol.*, 1891, p. 157.

Ch. Flahault, Nouvelles observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1879, 6e série, t. IX, p. 159.

M. de Forest-Heald, A Study of regeneration as exhibited by Mosses. *The bot. Gazette*, 1898, n° 3, p. 169-210.

Fourcade, Les Champignons des galeries souterraines des Thermes de Bagnères-de-Luchon. *Rev. mycol.*, 1879, p. 63.

Fournier et Mangin, Recherches spéléologiques dans la chaîne du Jura. *Mem. Soc. spéléol.*, n° 21, 1899.

E. Fries, La distribution géographique des Champignons. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1861, p. 25.

Id., Die Falkensteiner Höhle, ihre Fauna und Flora : Ein Beitrag zur Erforschung der Höhlen, im Schwäbischen Jura, mit besonderer Berücksichtigung ihrer lebenden Fauna. *Würtemberg. Jahreshefte*, 1874, XXX, p. 162.

Id., Hymenomycetes Europæi, 1873.

H. Gadeau de Kerville, Curieux aspect du mycélium d'un Champignon hyménomycète. *Journ. des Natural.*, 1er sept. 1894. 1 phot.

Garreau, Nouvelles recherches sur la respiration des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1851, 2e série, t. XV, p. 5, et t. XVI, p. 271.

Gasparini, Polymorphisme des Hyphomycètes. *Atti della Soc. Toscana di Sc. nat.*, VI, 1887-89, p. 20-26.

L. Géneau de Lamarlière, Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. *Rev. gén. de Bot.*, 1892.

Id., Recherches physiologiques sur les Ombellifères. *Thèse doct. ès sciences*, 2e mémoire, Paris, 1893.

Id., Notes bryologiques sur les environs de Reims. *Bull. Soc. des Sc. nat. de Reims*, t. VII, 8e année, 1898, p. 97.

Id., Sur l'homologie de la tige feuillée, du protonéma et des Rhizoïdes des Muscinées. *Feuille des jeunes Naturalistes*, 1900, p. 113.

Id. et J. Maheu, Sur les affinités géographiques des Muscinées des cavernes. *Assoc. franç. pour l'avanc. des Sc.*, Montauban, 1902, p. 674.

X. Gillot, Le *Rhizomorpha subterranea* Pers. et ses formes. *Rev. mycol.*, 1879, p. 146.

Id., Variations de l'*Agaricus bifrons* Berkl. *Rev. mycol.*, II, 1880.

Id., Note sur la flore mycologique souterraine des environs d'Autun. *Rev. mycol.*, 1882, p. 179.

Id., Nouvelles observations sur quelques Champignons récoltés dans les galeries souterraines du Creuzot et d'Allevard. *Rev. mycol.*, 1882, p. 237.

Id., Notes mycologiques (Sur le *Pleurotus*, *Rhizomorpha*, *Agarics*). *Rev. mycol.*, 1864, p. 66-67.

J. Godfrin, Sur une anomalie hyméniale de l'*Hydnum repandum*. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, XI, 1897, p. 571.

M. Gortani, La grotta di Corona sul M. Faeit (Carnia). *Revista ital. di Speleol.*, fasc. III, 1903 (Flore).

Ed. Griffon, L'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1899, 8e série, t. X, p. 1.

Id., L'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes. *Scientia*, n° 10, 1900.

Arthur Gris, Recherches microscopiques sur la chlorophylle. *Thèse doct. Paris*, 1857, p. 29.

F. Gueguen, Sur une forme tératologique du *Ganoderma lucidum*. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, t. XVII, fasc. 1, 1901.

Id., Sur les hyméniums surnuméraires de quelques Basidiomycètes et sur le mode de formation de quelques-uns d'entre eux. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, t. XVIII, 4e fasc., 1902, p. 305, fig.

C.-M. Guillemin, Production de la chlorophylle et direction des tiges sous l'influence des rayons du spectre solaire. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 4e série, t. VII, 1857, p. 154.

G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. *Ber. d. deutsch. Bot. Gesell.*, 1886, p. 206.

O. Hamann, Europaïsche Höhlenfauna. Iena, H. Costenoble, 1896, 5 pl., 150 fig.

R. Hartig, Die Zerstörungen des Bauholzes durch Pilze. Berlin, Springer, 1885, I, tab. II, fig. 7.

F. L. Hawey, Proliferons fungi. *Bot. Gaz.*, 1887.

E. Heckel, Nouvelles observations sur les prétendues glandes hyméniales du *Pleurotus glandulosus* Fries. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, XXVII, 1880, p. 303.

Ed. Heckel, Notes sur le *Pleurotus ostreatus*. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, C. R. des séances, t. XXVII, 1880.

Id., Remarques à propos de la note de M. Patouillard, sur les conidies du *Pleurotus ostreatus* Fr. *Rev. mycol.*, 1881, n° 9, p. 9.

Id., Essais de rapprochements des Cryptogames aux Phanérogames sous le rapport des anomalies. *Rev. mycol.*, 1882, p. 137.

Id., Recherche du Dr Heckel, *in* Roumeguère, Cas de tératologie mycologique récemment observés aux environs de Toulouse. *Rev. mycol.*, IV, 1882, p. 143.

Id., Deux cas de soudures complexes observées dans les Hyménomycètes. *Rev. mycol.*, IV, 1882, n° 16, p. 201.

Id., Nouvelles observations de tératologie cryptogamique. *Rev. mycol.*, 1883, p. 2.

Id., Deux cas de monstruosités mycologiques. *C. R. Acad. des Sc.*, t. XCIX, 1884.

Id., Nouvelles monstruosités mycologiques. *Rev. mycol.*, 1885, p. 29.

Id., De la formation de deux hyméniums fertiles sur l'une et l'autre face du chapeau dans un *Polyporus applanatus* Wall. *Rev. mycol.*, X, 1888, p. 5, 1 pl.

P. Hennings, Ueber Pilzabnormitäten. *Hedwigia*, 1901, t. XL, fasc. 2, p. 136-140.

H. Hentig, Ueber die Beziehungen Zwischen der Stellung der Blätter zum Licht und ihrem inneren Bau. *Bot. Centralbl.*, n° 51-52, 1882, pl. 1-2.

Fr. Hoffmann, Vegetabilia in hercyniæ subterraneæ collecta, 1811, 12 pl. color.

Id., Descriptiones et icones plantarum. *Class. phys.*, p. 22-37. Comm. soc. reg. Gotting ad *A*, 1793-94, vol. XII. Gottingæ, 1796.

W. Hofmeister, Die Pflanzenzelle, et : Allgemeine Morphologie, p. 625.

H. C. Hovey, The scientific America. Marsh, 1879.

C. Hovey, Celebrated american caverns especially Mammoth, Wyandot and Luray. Cincinnati, Robert Clarke and C°, 1882.

H. C. Hovey et Ellsworth Call (R.), The Mammoth cave of Kentucky. *Guide de Grotte. Faune et Flore*, 1897.

Hubbard, American entomologic. *Faune et Flore des cavernes*, 1856.

Hugo Mohl, Recherches sur la cuticule des plantes. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 2e série, t. XIX, 1843, p. 201.

A. de Humboldt, Flora Friburgensis specimen plantas cryptogamicas præstertim subterraneas exhibens. Edidit. Berol, 1793.

Id., Lettre de M. de Homboldt (Humboldt) à M. Delametherie. Sur la couleur verte des végétaux qui ne sont pas exposés à la lumière. *Journ. de phys.*, p. 154, 1792, t. XL.

Hencely-Bridgman, Influence de la nervation dans la reproduction des monstruosités chez les Fougères. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 4e série, XVI, 1861, p. 365.

Th. Husnot, Le *Coprinus sociatus* Schm. et son mycélium. *Rev. mycol.*, 1883, p. 75.

F. Hy, De la structure de la tige dans les Mousses de la famille des Polytrics. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, XXVII, 1880, p. 106-112.

Gy de Istvanffi, Eine auf höhlenbewohnenden Käfern vorkommende neue Laboulbeniacee. *Ann. du Musée nat. de Budapest*, 1896.

Jaccard, Les monstres dans le monde organique et les lois de la morphologie.

M. U. Kreusler, Beobachtungen üb. d. Kohlensaüre-Aufnahme, Assimilation u. Athmung der Pflanzen, *Landwirthsch. Jahrb.*, XVI, 1888, 711.

L'Arcangeli, Sopra una monstruosita del Lentinus tigrinus. *Nuovo gior. Bot. Ital.*, 1895, vol. II, p. 57-62, 1 pl., in-8°.

J. N. Laurenti, Synopsis reptilium emendata. Viennæ, 1768.

O. Le Breton, Forme anormale du *Polyporus obducens*. *Rev. mycol.*, X, 1888, p. 209.

Alfred Ledner, Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des Champignons. *Thèse univ. de Genève*, 1897. Extrait *Rev. mycol.*, 1898, p. 132. (Cet ouvrage contient sur le sujet une bibliographie détaillée.) *Ann. Sc. nat. Bot.*, VIII, t. III.

Lewakoffski, De l'influence de l'eau sur la croissance de la tige et de la racine de quelques plantes. *Mém. de l'Acad. imp. de Kazan*, 1873.

Lhothelier, Recherches sur les plantes à piquants. *Rev. gén. de Bot.*, 1893, t. V, p. 518.

A. Lucante, Essai géographique sur les cavernes de la France, 2 vol. 1882.

F. Ludwig, Ueber teratologische, durch Witterungseinflüsse bedingte Bildungen an den Fruchtköpfen der Hutpilze. *Bot. Centralbl.*, XII, 1882, p. 136.

Id., Sur une forme tératologique du *Paxillus involutus*. *Bull. Soc mycol. de Fr.*, t. VI, 1890, fasc. 4.

L. Mangin, Sur la substance intercellulaire. *Journ. Bot.*, t. II, 1888.

A. Magnin, Dispersion du *Cyclamen Europæum* dans le massif du Jura. *Rev. gén. de Bot.*, 1891, p. 513.

J. Maheu, Note sur les Champignons observés dans les profondeurs des causses Méjan et de Sauveterre. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, t. XVI, fasc. 4, 1900, p. 191.

Id., Florure des avens des causses Méjan et de Sauveterre. *Bull. du Mus. d'Hist. nat.*, 1899, n° 5, p. 254.

Id. (G. de Lamarlière et), Sur la flore des Mousses des cavernes. *Comp. Acad. des Sc.*, avril 1901.

Id. (Id.), Sur la flore bryologique des grottes du Midi de la France. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, t. XLVIII, 1901.

Id., Contribution à l'étude de la flore des causses. *Rev. Ampère*, octobre 1901, n° 7, p. 99.

Id. (G. de Lamarlière et), Sur les Muscinées des cavernes de l'Yonne. *Journ. de Bot.*, t. XVI, n° 8, 1902, 1 pl.

Id., Contribution à l'étude des eaux souterraines du Gard. *Bull. Soc. d'ét. des Sc. nat. de Nîmes*, 1902, p. 87.

Id., Contribution à l'étude de la flore obscuricole de France. *C. R. du Congrès des Soc. savantes*. Paris, 1902.

Id., Sur quelques Muscinées cavernicoles des terrains siliceux. *Assoc. franç. pour l'avancement des sciences. Congrès d'Angers*, 1903, p. 722-726.

Id., La flore spéléologique. *Revista italiana di Speleologia*, n° 4. Bologna, 1903.

Marimon, Action de la lumière sur la respiration des Champignons inférieurs. *Centralbl. f. Bakteriologie*, 2e part., n° 7, 1903, p. 6.

E.-A. Martel, Les abîmes, 1893, p. 477-553.

Id., La spéléologie ou science des cavernes. *Collection scientia*, 1900. *Note sur la flore souterraine*, p. 120.

Id., Le gouffre et la rivière souterraine de Padirac, 1900, p. 171.

N. Martelli, Nota sopra una forma singulare di Agaricus. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, 1888, XX, V, p. 345-346, 1 pl., in-8°.

De Martin-Donos et Jeanbernat, Florule du Tarn, 2e partie, in-8°, 1867.

M. Masters, Vegetable teratology. London, 1869.

L. Matruchot, Recherches biologiques sur les Champignons (*Pleurotus ostreatus*). *Rev. gén. de Bot.*, 1897, p. 81, 3 fig., 1 pl. ; résumé dans *Rev. mycol.*, 1898, p. 127.

L. Matruchot et Molliard, Variations de structure d'une Algue verte sous l'influence du milieu nutritif. *Rev. gén. de Bot.*, XIV, 1902, p. 193.

F. Mazauric et G. Cabanes, Le spelunque de Dions (Gard), géologie, faune, flore. *Mém. de la Soc. de Spél.*, 1896, t. I, n° 2.

Emile Mer, Des modifications de structure et de forme qu'éprouvent les racines suivant les milieux où elles vivent. *Assoc. franç. pour l'avanc. des sciences*, 1880.

F.-V. Mérat, Nouvelle flore des environs de Paris, t. I, Paris, 1836.

A. W. Miquel, Exhalaison aqueuse des plantes. Quelques expériences pour l'influence de la lumière sur la succion par la tige des plantes. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1839, 2e série, t. XI, p. 43.

C. Montagne, Cf. Plantes cellulaires nouvelles. Établissement thermal de Bagnères-de-Luchon. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1858, t. IX, p. 156 à 161.

Montemartini, Intorno alla anatomia e fisiologia del tessuto assimilatore delle piante. *Estratto dagli Atti del R. instituto botanico dell' Universita di Pavia*, 1895.

J. Morot, Note sur l'identité spécifique des *Polyporus abietinus* et *Irpex fux-atra*. *Rev. mycol.*, 1888, p. 97.

Ch. Naudin et Radlkofer, Recherches au sujet des influences que les changements de climat exercent sur les plantes. *Ann. Sc. nat.*, 1876, 6^e^ série, t. IV, p. 79.

Niel, Note sur le *Clitocybe cryptarum* Leteil. *Rev. mycol.*, 1898, p. 73.

G. et F. Nees ab Esenbeck, De *Polyporo Pisâchapani*, singular fungorum javanicorum species, 1826, 1 pl.

A. S. Pachard, The cave Fauna of north America, with remarks on the anatomy of the Brain and origin of the blind species, 1886.

Palisot de Beauvois, Observations sur les Champignons et sur leur manière de croître. *Journ. de Bot.* Paris, 1809, t. II, p. 147-165.

N. Patouillard, Productions pileuses sur l'*Irpex paradoxus* Fr. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1880, t. XXVII.

Id., Les conidies du *Pleurotus ostreatus* Fr. *Rev. mycol.*, 1881, n° 9, p. 37, 1 pl.

Id., Sur l'appareil conidial du *Pleurotus ostreatus* Fr. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1880, XXVII, p. 125.

Id., Sur quelques modes nouveaux ou peu connus de reproduction secondaire chez les Hyménomycètes. *Rev. mycol.*, 1881, n° 16, p. 11.

Id., Monstruosité de l'*Agaricus* (*Amanita*) *spissus*. *Rev. mycol.*, 1882, IV, p. 35.

Id., Observations sur quelques Hyménomycètes (*Cyphella curreyi*, *Trametes rubescens*, *Agaricus spissus*). *Rev. mycol.*, 1882, p. 35.

Id., Observations sur quelques Hyménomycètes. *Rev. mycol.*, 1882, p. 208 (descriptions d'espèce souterraine).

Id., Sur la localisation de l'hyménium. *Rev. mycol.*, janv. 1803, p. 1.

Id., Quelques observations sur l'hyménium des Basidiomycètes. *Rev. mycol.*, 1883, p. 167.

Id., Sur la localisation de l'hyménium. *Rev. mycol.*, 1883, V, p. 1-2.

Id., Tabulæ analyticæ fungorum, in-8°, avr. 1883.

Id., Notes mycologiques. *Rev. mycol.*, 1885, VII, p. 151.

Id., Contribution à l'étude des formes conidiales des Hyménomycètes (*Ptychogaster aurantiacus*). *Rev. mycol.*, 1885, p. 28.

Id., Ptychogaster lycoperdon. *Journ. de Bot.*, 1^re^ année, n° 8, p. 1887, et *Rev. mycol.*, 1887, p. 193.

Id., Note sur la présence des basides à la surface du chapeau des Polypores. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, 1889, vol. V.

Id., Note sur la structure des glandes du *Pleurotus glandulosus* Gr. *Rev. mycol.*, 1890, p. 21.

Id., Catalogue raisonné des plantes cellulaires de la Tunisie. Paris, 1897, in-8°, 158 p.

Id., Remarque sur l'organisation de quelques Champignons exotiques. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, 1891, t. VII, fasc. 1.

Id., Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes. *Thèse doct. en pharm.*, Paris, 1901.

Ch. Penzig, Rapport entre l'Ozonium et les Coprins. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, avril 1880.

O. Penzig, Sul rapporti genetici tra Ozonium et Coprinus. *Journ de Bot. du D^r^ Carnel*, 1880, p. 132 et seq.

Id., Pflanzenteratologie. Genera, 1894.

D. C. H. Persoon, Synopsis methodica fungorum. Paris, Gol, 1801.

WILL. PHILLIPS, Monstruosités observées sur des Hyménomycètes. *Rev. mycol.*, 1884, p. 92.

ID., Monstruosités dans les Champignons. *Rev. mycol.*, X, 1886.

HEINR. PICK, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. *Botanisch. Centralblatt*, n° 37-38, 1882, pl. 5.

J.-E. PLANCHON, Notes mycologiques sur *Agaricus convivarum* Del. et le *Clavaria polymorpha* Tonclin, formes monstrueuses de l'*Agaricus ostreatus* Jacq. *Bull Soc. Bot. de Fr.*, t. XXIX, 1882.

V. POKORNY, Ueber die unterirdische Flora der Karst-Höhlen. *Abhandlung. des zoologisch-botanischen Vereines*. Vienne, t. III, 1853, p. 14.

G. F. PREUSS, Abweichende Formen von Agaricus ulmarius. *Zeitsch. der Bot. Abtheilung des naturwiss. Vereins der Provinz Posen*, Heft III, 1896.

ED. PRILLIEUX, Sur le *Polyporus hispidus*. *Bull. Soc. mycol.*, 1893, p. 257. *Rev. mycol.*, 1894, p. 163, 1 pl.

ID., Influence qu'exerce l'intensité de la lumière colorée sur la quantité des gaz que dégagent les plantes submergées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 5^{e} série, t. X, p. 305.

PROUST, Liste des Mousses, Hépatiques, Lichens, observés dans le département de la Lozère. *Mém. de la Soc. d'Agr., Comm., Sc. et Arts de Mende*, t. II, 1829.

QUINCY, Note sur un cas tératologique fort curieux. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, t. V, 1889.

M. RADAIS, Sur la culture pure d'une Algue verte, formation de chlorophylle à l'obscurité. *C. R. Acad. des Sc.*, CXXV, 1900, p. 793.

N. W. RAUWENHOFF, Sur les causes des formations anormales des plantes qui croissent dans l'obscurité. *Extr. des Arch. néerlandaises*, t. XII, in *Ann. des Sc. nat.*, 6^{e} série, t. V, 1902.

RAVAUD, Guide du Bryologue et du Lichénologue à Grenoble et dans les environs. *Rev. bryol.*, 1874-75-76-79, etc., 1880-81.

RAVIN, Flore de l'Yonne : Mousses. *Bull. Soc. des Sc. de l'Yonne*, 2^{e} série, 1875, 116 p., 76 pl.

P. RAYMOND, Les rivières souterraines de la Dragonnière et de Midroï. *Mém. de la Soc. de Spél.*, n° 10, 1897.

C. RICHON, Note sur le *Corticium amorphum*. *Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1877, t. XXIV, p. 148.

ROGER, Sur une monstruosité du *Clitocybe nebularis*. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, 1889, t. V, p. 192, fig.

E. ROSTRUP, Sur quelques déformations des Phanérogames causées par les Champignons parasites. *Rev. mycol.*, 1886, p. 95.

ID., Des métamorphoses mycétogènes. *Rev. mycol.*, 1886, t. VIII, p. 60.

C. ROUMEGUÈRE, Histoire naturelle des Champignons d'Europe, 1870 (Un chapitre de mycologie tératologique), 1870, p. 36.

ID., Anomalies offertes par les *Agaricus acerbus* et *equestris*. *Rev. mycol.*, 1880, II, p. 7.

ID., Cas de prolifération centrale. *Rev. myc.*, 1882, t. IV, p. 16.

ID., Note sur le *Boletus ramosus* Bull., récemment trouvé en Belgique. *Rev. mycol.*, 1881, n° 9, p. 3.

ID., Exemple curieux de tératologie mycologique. *Rev. mycol.*, 1882, IV, p. 16.

ID., Nouvel examen des Champignons des galeries thermales de Luchon. *Rev. mycol.*, 1882, p. 163.

ID., Sur une monstruosité de l'*Agaricus* (*Pleurotus*) *conchatus* Bull. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. IV, p. 282-283.

ID., Sur un Agaric monstrueux. *Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1874, t. XXI, p. 181-182.

Id., Rapport entre le mycélium filamenteux constituant l'ancien genre Ozonium et divers Hyménomycètes. *Congr. des Soc. savantes*, 1883. *Rev. myc.*, 1883, p. 89.

Id., Cas de prolifération en sens inverse offert par le *Russula heterophylla. Rev. mycol.*, 1882, t. IV, p. 16.

Id., Soudure et prolifération interrompue. *Rev. mycol.*, 1882, t. IV, p. 140.

Id., *Psalliota subgibbosa*, présentant deux stipes unis et la continuation sur le chapeau des lamelles en sens inverse. *Rev. mycol.*, 1885, t. VII, p. 241.

Id., Excursions mycologiques estivales de 1885. *Rev. mycol.*, 1885, t. VII, p. 241. (Descriptions d'anomalies.)

Id., Le *Queletia* montrant quatre stipes supportant un péridium unique. *Rev. mycol.*, 1884, t. VI, p. 224.

Id., Champignons monstrueux des carrières de phosphates de chaux du Quercy. *Rev. mycol.*, 1886, p. 200, 1 pl.

Id., Sur le genre *Plebomorpha. Rev. mycol.*, 1886, t. VIII, p. 28.

Id., Un genre de trop (*Phebopleura* Lev.) dans la division des Hyménomycètes. *Rev. mycol.*, 1886, t. VIII. p. 28.

E. Rupin, Catalogue des Mousses, Hépatiques et Lichens de la Corrèze. Limoges, 1895.

Sadebeck, Ueber aüssere Bedingungen für die Entwicklung des Hutes von *Polyporus squamosus. Bot. Centralbl.*, 1886, XXV, p. 226.

F. Sarrazin, Deux anomalies observées chez les Agaricinées dans les bois de Senlis. *Rev. mycol.*, 1886, VIII, p. 99.

De Saussure, Recherches chimiques sur les végétaux. Paris, 1904, p. 34-36.

J. C. Schaeffer, Fungorum Bavaria et Palatinat, 1777.

Ad. Schlagintweit, Recherches sur les phénomènes périodiques de la végétation à différentes hauteurs dans les Alpes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1851, 3e série, t. XVI, p. 330.

Schröter, Bemerkgen über Keller-und Grubenpilze. *Jahresb. d. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur*, 1883, p. 193-203.

Stephan Schulzer von Meggenburg, Hymenomyceten-Hut mit dem Hymenium auf der Oberseite. *Oester. Bot. Zeitschr.*, XXXI, 1881.

Id., Add. ad gen. Scleroderma. *Rev. mycol.*, 1884, VI, p. 224.

Id., Addenda ad enumerationem fungorum ex Ozonio ortorum. Auctore Roumeguère. *Rev. mycol. Api*, 1883, n° 19, p. 89. *Rev. mycol.*, 1883, p. 243.

Schwankewitsch, Ueber einige Anomalien in der Entwicklg. der niedersten Organism. *Zool. Anzeiger*, 1879.

J. de Seynes, Observations sur quelques monstruosités chez les Champignons supérieurs. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1867.

Id., Les conidies du *Polyporus sulphureus* Bull. et leur développement. *Mém. de l'Acad.. des Sc.*, 1878.

Id., Recherches pour servir à l'histoire naturelle des végétaux inférieurs. II. Polypores. Paris, 1888.

Id., Conidies de l'*Hydnum coralloides* Scop. *Bull. de la Soc. mycol. de Fr.*, 1891, p. 77.

Id., Un *Ptychogaster* du Congo. *Rev. mycol.*, 1894, p. 59, 1 pl.

Id., Recherches pour servir à l'histoire naturelle et à la flore des Champignons du Congo français. Masson, Paris, 1897.

Id., Dictionnaire de Botanique de Baillon, art. *Champignon*. Paris, 1878, 24 p.

Schmidel, Icones plantarum, 1782, 2e édition, p. 43.

J. Scopoli, Dissertationes ad historiam naturalem pertinentes. Prag, 1772. *Amplectuntur plantæ subterraneæ.*

J. Scopoli, Plantæ subterraneæ descriptæ et delineatæ, 1772, avec planches.

J. A. Scopoli, Annus quintus historico naturalis. Leipzig, 1772.

Id., Flora carniolica. Viennæ, 1760, 2e édit., 1772.

Schenck, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. *Bibliotheca botanica.* Cassel, 1886.

J. Senebier, Forêts et bois, arbres et arbustes. Physiologie végétale, in *Encycl. méth.*, par Louis-Marie Blanquart de Septfontaine, t. IV, p. 275, Paris, 1791.

W. G. Smith, An Agaricus Boletus. *Gardener's Chronicle*, new series, vol. XVII, 1882.

N. Sorokine, Matériaux pour la flore cryptogamique de l'Asie centrale. *Rev. mycol.*, 1890, p. 51, 1 pl. (Déformations fungiques).

L. Soubeyran, Note sur un Champignon monstrueux des souterrains de l'établissement thermal de Bagnères-de-Luchon. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, Paris, 1856, t. II, p. 758.

E. Stahl, Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes. *Zeitsch. f. Naturw.*, Iena, XVI, 1883, 38 p., 1 pl.

P. von Tavel, Vergleichende Morphologie der Pilze. Iena, 1902, 208 p., 90 fig.

R. Thaxter, Preliminary diagnoses of new species Laboulbeniaceæ. *Proceed. of the amer. Ac. of arts and sciences*, XXXV, 1899; XXXVI, 1900; XXXVIII, 1902.

Therry et Magnin, Déformations du *Schizophyllum commune. Ann. Sc. bot. de Lyon*, 1877, p. 5.

Teodoresco, Influence de l'acide carbonique sur la forme et la structure des plantes. *C. R. Acad. des Sc.*, CXXVII, p. 335.

Id., Influence des diverses radiations lumineuses sur la forme et la structure des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 8e série, t. X, p. 141.

F. von Thum, Abnormal gunth of a Fungus. *Gardener's Chronicle*, new series, vol. XVII, 1882.

Giorgio Trebbi, La grotta delle Fate à M. Adone in val di setta. Prov. di Bologna. *Revista italiana di Spel.*, n° 1, 1903.

Treichel, Grosses Exemplar von *Polyporus versicolor. Sitzb. d. Bot. Ver. zu Brandenburg*, 1873, 16e année, p. 69.

R. Tulasne, Phosphorescence du *Rhizomorpha subterranea. Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1848, 3e série, t. IX, p. 335, 1 pl.

Id., Note sur le *Ptychogaster albus. Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1865, 5e série, t. IV, p. 290.

Luc. Undervoord, Connecting forms among polyparoid Fungi. III, 1892, p. 91-95.

J. W. F. Valvasor, Die Ehre des Herzogthums Crain. 4 vol., Laybach, 4 vol. *Von den Natur. Raritäten dieses Landes*, 1869, p. 594-598.

Ch. van Bambeke, Note sur une formation monstrueuse de *Ganoderma lucidum* Legs. *Orgedrukt. rüt het Botanisch Jaarbœk dobonaea, Jaargang*, VII, 1895.

Id., Sur un exemplaire monstrueux de *Polyporus sulfureus* (Bull.) Fries. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, t. XVIII, fasc. 1, 1902, p. 54, 3 pl.

Van Tieghem, Discussion de la séance du 23 janvier 1880. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, XXVII, p. 22.

J. et V. Vesque et Viet, De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux. *Ann. de l'Inst. agronom.*, 3e année, 1878-79, p. 103-111.

Vines, The influence of Light upon the Growth of Leave. *Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg*, 1878, t. II, p. 132.

A. Viré, La faune souterraine de France. *Thèse doct. ès sciences.* Paris, 1900.

A. Viré, Cord, J. Maheu, Six semaines d'explorations. *Bull. Club Cevenol*, nos 1 et 2, 1899.

Id. et J. Maheu, Recherches de zoologie, de botanique et d'hydrologie souterraines effectuées pendant l'été 1900 dans les départements du Tarn, de l'Hérault et du Lot. *Bull. Soc. de Spél.*, février 1902, 16 fig., 1 pl. hors texte.

A. Vire, Contribution à l'étude des eaux souterraines des départements du Tarn, de l'Hérault et du Lot. *Bull. Mus. d'Hist. nat.*, 1900, n° 8, p. 433.

Id., La Faune et la Flore souterraine du puits de Padirac (Lot). *Bull. du Mus. d'Hist. nat.*, 1902, n° 8, p. 601.

Viviand Morel, Déformation de l'*Agaricus ostreatus*. *Ann. Soc. bot. de Lyon*, 1877-78. p. 5.

P. Voglino, Ricerche intorno alla formazione di alcune monstruosita degli Agaricini. *Atta della Accad. Sc. di Torino*, XXX, 1894, p. 154, in-8°, 1 pl.

Id., Sopra alcuni casi teratologia di Agaricini. *Boll. Soc. Bot. Ital.*, 1891, p. 167-170, in-8°, 1892, p. 9.

P. Vuillemin, Remarque sur la production des hyméniums adventices. *Bull. Soc. myc. de Fr.*, 1891, t. VII, fasc. 1.

Rich. von Witstein. Ueber einen abnormen Fruchtkörper von *Agaricus procerus* Scop. *Bot. Zeit.*, 1887.

Ed. Wainio, Monographia Cladoniarum universalis (*pars tertia*, 1898). En français dans *Acta Societatis pro Fauna et Flora Pennica*, XIV, n° 1.

H. Webster, Unusual variations of two commun *Agaricus Rhodora*, 1900, n° 14, vol. II.

R. Zimmermann, Ueber die Chromatopleura in panachirten Blättern. *Ber. d. deut. Bot. Gesell.*, avril 1890.

TABLE DES MATIÈRES ET PLAN DU TRAVAIL

PREMIÈRE PARTIE

INTRODUCTION 1
  Historique 3
  Liste des cavités explorées 9

DEUXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES SUR LA FLORE SOUTERRAINE.

CHAPITRE PREMIER. — *Plantes vasculaires* 19
CHAPITRE II. — *Muscinées* 45
  § 1. Données générales, affinités et répartition géographique 45
  § 2. Étude des déformations des espèces souterraines 67
  § 3. Recherches expérimentales 87
  § 4. Résultats généraux de l'étude des Muscinées des cavernes 90
CHAPITRE III. — *Algues* 93
CHAPITRE IV. — *Lichens* 98
CHAPITRE V. — *Champignons* 102
  § 1. Données générales, affinités et répartition géographique 102
  § 2. Étude systématique détaillée des espèces souterraines déformées 112
  § 3. Résultats généraux de l'étude des Champignons des cavernes 160

TROISIÈME PARTIE

Origine de la flore des cavernes 166

QUATRIÈME PARTIE

CONCLUSIONS 170

BIBLIOGRAPHIE 178

RECHERCHES ANATOMIQUES ET CHIMIQUES
SUR LA
GERMINATION DES PALMIERS

Par C. L. GATIN

INTRODUCTION

La famille des Palmiers, par le nombre et la variété de ses représentants sur le globe et par l'intérêt botanique, économique et horticole qu'ils présentent, a attiré, depuis l'antiquité, l'attention des chercheurs.

Mohl (1), au début de son mémorable travail sur la structure du tronc des Palmiers, déclare « qu'une recherche précise sur « l'anatomie des Palmiers est d'une importance capitale pour « l'anatomie et la physiologie de la croissance, parce que dans « ceux-ci se trouvent réunis, à proprement parler, les caractères des monocotylédones, et nous pouvons de préférence les « choisir pour nous renseigner sur la croissance et la structure « de cette grande classe de plantes ».

A un autre point de vue, Sachs (2), avant de décrire ses recherches sur la germination du Dattier dans son admirable « Keimungsgeschichte der Dattel », que l'on médite encore aujourd'hui avec fruit, admire « l'exemple remarquable qu'offre « la germination du Dattier, car elle montre que les substances « formant les cellules, déjà organisées sous la forme des couches

---

(1) Mohl (Hugo von), *Ueber der Bau des Palmenstammes* (Vermischte Schriften, 1845, p. 129).

(2) Sachs, *Zur Keimungsgeschichte der Dattel* (Bot. Zeit., 2 Jahrg., 1862, p. 241-246 et 249-251, tabl. IX).

« d'épaississement des membranes cellulaires, sont en état « d'entrer à nouveau dans le circuit des métamorphoses comme « celles qui proviennent de l'assimilation, de se dissoudre, de « se transformer en sucre et en amidon pour enfin redevenir à « nouveau substances constitutives de cellules, en ce sens « qu'elles fournissent les matériaux de constructions nécessaires « à la croissance de nouvelles cellules ».

En dehors de la manière de voir de ces deux célèbres botanistes, la quantité des travaux parus sur la seule question de la germination suffirait à démontrer l'intérêt qui s'attache aux études se rapportant aux Palmiers.

Je me suis efforcé, au cours du présent travail, d'apporter une contribution nouvelle à l'étude de la germination des Palmiers en l'envisageant à un double point de vue.

J'ai pensé tout d'abord qu'il serait intéressant de rechercher par quel processus anatomique se produit cet allongement du cotylédon, parfois si grand, comment se limitent et se relient cette gemmule, cette radicule et ce cotylédon si étroitement liés entre eux qu'il semble impossible de déterminer leurs frontières, et enfin quelles sont les analogies et les différences qui existent entre les germinations des diverses espèces de Palmiers, d'aspect morphologique parfois si différent.

En second lieu, malgré les nombreuses et intéressantes recherches faites depuis peu sur les questions chimiques qui se rapportent à la germination des Palmiers, il reste à résoudre dans cette direction des problèmes du plus vif intérêt. Ce sont certains d'entre eux que j'ai essayé de préciser en mettant en évidence quelques faits qui permettent d'en entrevoir la solution.

J'ai donc divisé cette thèse en deux parties distinctes, la première ayant trait à l'étude anatomique du développement, la seconde aux recherches chimiques.

Ce travail a été commencé au Laboratoire de Botanique de l'École supérieure des sciences d'Alger, dont le directeur, M. A. Maige, appela mon attention sur l'intérêt que pouvait présenter une telle étude anatomique.

Les recherches anatomiques ont été effectuées au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne et au Laboratoire de Biologie

82e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. III. Nos 4, 5 et 6.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME III. — Nos 4, 5 et 6.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1906

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ETRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en juin 1906.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I, II et III de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*)
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.		330 fr.

végétale de Fontainebleau. Je prie M. Gaston Bonnier, directeur de ces deux laboratoires, de vouloir bien me permettre de lui faire part ici de mes sentiments de vive gratitude, pour les encouragements de toute nature et les excellents conseils qu'il m'a prodigués.

Les études chimiques qui forment la seconde partie de ce travail ont été effectuées grâce à la bienveillante hospitalité que j'ai reçue au Laboratoire de Chimie Biologique de l'Institut Pasteur. M. Gabriel Bertrand a bien voulu guider avec sollicitude mes premiers pas de chimiste expérimentateur, je lui en exprime ici ma plus vive reconnaissance.

J'adresse aussi à la mémoire de mon regretté camarade C. Heupel, préparateur à l'Institut Pasteur, un souvenir ému et reconnaissant pour l'aide patiente et infatigable qu'il m'avait accoutumé à recevoir de lui.

Enfin, l'une des principales difficultés de mon travail était de me procurer des matériaux d'étude, aussi suis-je extrêmement obligé à : MM. Boname, directeur de la station agronomique de Réduit (Ile Maurice) ; — Daguillon, professeur adjoint à la Faculté des sciences de Paris ; — le Com^re^ Hanbury, propriétaire des jardins de La Mortola ; — H. Lecomte, Docteur ès sciences, professeur au Lycée Saint-Louis ; — Le Testu, Ingénieur agronome à Chinde (Afrique orientale portugaise) ; — Poirault, directeur de la Villa Thuret ; — Prain, surintendant des jardins royaux de Sibpur (Indes anglaises) ; — Rivière, directeur du Jardin d'essais d'Alger ; — le D^r^ Robertson-Prochowsky, propriétaire à Nice ; — Thieselton-Dyer, directeurs des jardins botaniques royaux de Kew ; — Treub, directeur du département de l'Agriculture de Java ; — Willis, directeur des jardins botaniques royaux de Peradenyia (Ceylan) ; qui ont bien voulu me faire parvenir des graines ou des matériaux et auxquels je suis heureux d'adresser ici mes plus vifs remerciements.

PREMIÈRE PARTIE

RECHERCHES ANATOMIQUES

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

§ 1. — Observations les plus anciennes sur l'embryon et la germination des Palmiers.

On peut diviser en deux périodes l'histoire des recherches scientifiques concernant la germination des Palmiers. La première s'étend depuis l'antiquité jusqu'au commencement du XIXᵉ siècle, c'est-à-dire jusqu'au moment de l'apparition des travaux de Mirbel, Karsten, Martius, H. von Mohl. La seconde embrasse tout le XIXᵉ siècle.

Pline a consacré aux Palmiers un certain nombre de paragraphes de son *Histoire Naturelle* (1). Il s'occupe surtout, d'ailleurs, des usages alimentaires, économiques et pharmaceutiques des produits de ces plantes. Cependant, il a consacré quelques lignes de son livre XIII (chapitre IV) à la germination du Dattier. Il décrit la graine du Dattier comme possédant une fente sur sa partie dorsale. Au milieu de sa partie ventrale se trouve une sorte de nombril par où s'échappe la radicule. Il rapporte également que ces plantes sont toujours semées de la façon suivante : deux graines sont placées sur le sol, la partie ventrale en dessous et deux autres par-dessus dans la même position. Ainsi les 4 plantes formées peuvent réussir à croître, tandis qu'une seule plante, isolée, ne serait pas assez forte. C'est ainsi que les anciens, connaissant par expérience la peine qu'éprouvent les Palmiers à s'enraciner solidement, avaient résolu cette difficulté.

---

(1) Pline, *Histoire naturelle*, traduite en français par Poinsinet de Sivry (1771).

Théophraste (1), étudiant à son tour la germination du Dattier, contredit la description que Pline a faite de la germination de ce Palmier, en ce sens que, selon lui, le germe ne sort pas du ventre de la graine, mais d'une extrémité, là où la fente dorsale s'atténue. En réalité le « nombril », que Pline avait remarqué sur le « ventre » de la graine et qui correspond à l'emplacement de la partie radiculaire de l'embryon, se trouve souvent placé, non pas vers la partie moyenne de la graine, mais vers une de ses extrémités, ce qui a pu faire croire à Théophraste que le germe sortait toujours à l'extrémité de la fente de la graine.

La première figure représentant un Dattier germant a été donnée par Camerarius (2) en 1588 (fig. 1). Cet auteur remarqua que le germe sort toujours de la partie de la graine opposée à la fente et qu'il produit d'abord une racine, puis une feuille.

Une autre figure est donnée en 1644 dans une nouvelle édition du livre X de Théophraste, commentée par trois savants (3). Ceux-ci remarquent également que le germe, qui se produit du côté opposé à la fente, se compose d'abord d'une racine poussant vers le bas. Une feuille se produit un peu plus tard.

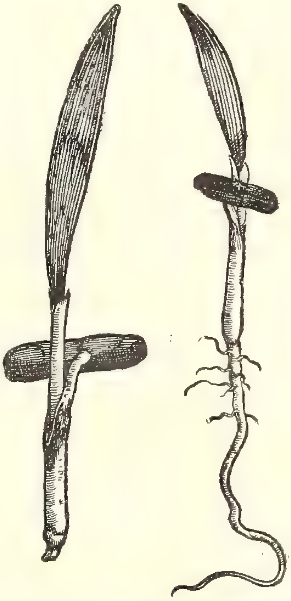


Fig. 1. — Figure de Camerarius (1588) montrant une graine de Dattier germant.

En 1682, Grew (4) donna le premier un dessin représentant l'embryon du Dattier.

Malpighi (5) en 1698, a étudié avec beaucoup de soin la germination du Dattier et en a donné des figures très nombreuses et très intéressantes. Il a remarqué qu'au début, l'embryon se différencie en une petite tète (*capitula*) qui reste à l'intérieur de la graine et prend petit à petit la place de l'albumen aux dépens duquel elle s'accroît (*placentula fungiformis*) et en un corps conique qui s'allonge à l'extérieur. Lorsque ce corps conique a atteint une certaine longueur, la racine s'en échappe et se couvre de radicelles, en même temps que se développe la première feuille.

---

(1) *Historia Plantarum.*

(2) Camerarius, *Hortus medicus et philosophicus.* (Francfort-sur-le-Mein, 1588.)

(3) *De Historia Plantarum libri decem* (Theophrasti Eresii), illustré et commenté par Joannes Bodæus a Stapel, Julius Cæsar Scaliger et Robert Constantin. (Amsterdam, 1644.)

(4) Grew, *The anatomy of plants with an idea of a philosophical history of plants.* (London, 1862.)

(5) Marcelli Malpighi, *Opera posthuma.* (Londres, 1697, p. 72 à 82, avec pl. VII, VIII, IX.)

Enfin, en 1788, Gærtner (1) étudia avec soin, au point de vue de leur morphologie externe, les embryons d'un certain nombre de Palmiers qu'il classe d'après leur forme et dont il donne les figures.

Il a également porté son attention sur la germination, mais d'une façon beaucoup moins documentée que ne l'avait fait avant lui Malpighi.

Nous arrivons ainsi au début du xixe siècle, dont la première moitié, surtout, a été fertile en travaux de la plus haute importance.

§ 2. — **Travaux modernes.**

Il nous a semblé que le procédé d'exposition le plus logique des très nombreux travaux parus dans le courant du xixe siècle sur la germination des Palmiers consistait à considérer successivement les divers sujets d'étude qui se sont présentés à nous au cours de nos recherches et à montrer, à propos de chacun d'eux, les résultats auxquels, dans l'ordre chronologique, sont arrivés les divers auteurs. Nous nous occuperons tout d'abord de l'histoire morphologique de la germination, pour considérer ensuite successivement l'embryon et les diverses parties de la plantule en voie de germination.

1° *Morphologie de la germination.*

En 1811, Richard (2), étudiant la germination des embryons monocotylédonés, remarquait que les uns, lorsqu'ils germent, s'allongent considérablement, allant enterrer plus ou moins profondément la jeune plante ou, ce qui revient au même, soulèvent de cette façon la graine au-dessus du sol, tandis que les autres développent leur plantule tout contre la graine. Il avait désigné ces types respectivement par les termes de *germination rémotive* et *germination admotive*.

---

(1) Gærtner, *De fructibus et seminibus*, 1788.

(2) L.-C. Richard, *Analyse botanique des embryons endorhizes* (Ann. du Mus., t. XVII, p. 455).

De 1823 à 1850 apparut le grand ouvrage de Martius (1). Le célèbre botaniste de Munich s'était consacré à l'étude de la flore tropicale, qu'il étudia au cours de ses voyages au Brésil. Les Palmiers retinrent spécialement son attention et l'on peut dire qu'il donna à leur étude bon nombre des meilleures heures de sa vie scientifique. L'*Historia naturalis Palmarum*, publiée avec la collaboration de Hugo von Mohl pour la partie aatomique, et de Unger pour la partie paléontologique, est le résultat de ces longues études. C'est le plus beau monument qui existe sur l'histoire des Palmiers.

Martius fit, chez les Palmiers, la même observation que Richard avait faite, en général, chez les Monocotylédones : il remarqua que les plantules de *Chamædorea Schiedana*, d'*Areca alba* et d'*Areca rubra* se développent tout contre la graine, tandis que celles de *Phœnix*, *Chamærops*, *Brahea*, *Arenga*, *Hyphœne* se développent loin de la graine. Martius distingua ces deux modes sous les noms de *germinatio admotiva* et de *germinatio remotiva* sans faire allusion au travail antérieur de Richard, qui lui échappa probablement.

En outre, Martius remarqua que les germinations rémotives peuvent être classées en deux catégories. Si l'on considère un *Phœnix* germant, on voit que le pétiole du cotylédon s'ouvre vers la partie inférieure, formant à la gemmule une gaine ; Martius a désigné sous le nom de *germinatio remotiva tubulosa* les germinations présentant ce caractère. D'autres germinations chez lesquelles, au contraire, le pétiole cotylédonaire s'insère à la base d'une gaine ascendante entourant la gemmule ont été désignées par le nom de *germinatio remotiva ocreata* (*Brahea*, *Chamæropis*). Les germinations admotives sont toujours pourvues d'un ocrea.

---

(1) Martius, *Historia naturalis Palmarum*. (Munich, 1823-1850.)

Ces observations sont capitales au point de vue de la morphologie externe de la germination des Palmiers et elles ont été citées par tous les auteurs qui se sont occupés de ce sujet.

Il en résulte qu'en somme, les germinations de Palmiers peuvent être admotives, rémotives et pourvues d'un ocrea, rémotives et pourvues d'une gaine cotylédonaire tubuleuse.

Ce sont ces trois types que M. H. Micheels (1) désigne sous les noms de *type Dyctiosperma*, *type Sabal*, et *type Phœnix*. Les types désignés ainsi par cet auteur n'ont de nouveau que le nom. En outre, il remarque que chez certaines germinations rémotives tubulées, la gaine présente de chaque côté du bourgeon, lorsque celui-ci s'est échappé, une petite languette provenant d'une prolifération des bords de la fente cotylédonaire. Cette remarque avait été faite, deux ans auparavant, par Gehrke (2).

Klebs (3), dans son importante étude sur la germination, fait rentrer les Palmiers dans le type I des Monocotylédones, ce type étant ainsi défini : « La racine principale « sort d'abord en croissant activement, le cotylédon reste « attaché par une extrémité dans la semence et s'échappe par « l'autre au dehors, formant une courte gaine. »

Nous verrons, au cours de ce travail, ce qu'on doit penser de cette manière de concevoir la morphologie de la germination des Palmiers.

Un peu plus tard, Pfitzer (4), dans un mémoire très complet, a étudié d'une façon détaillée les procédés par lesquels il est possible à l'embryon germant de se faire jour au travers de l'enveloppe dure de la graine. Il a également publié une liste très importante d'espèces de Palmiers classées d'après leur mode de germination.

---

(1) H. Micheels, *Recherches sur les jeunes Palmiers* (Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers, publiés par l'Académie royale de Belgique, t. LI, 1889).

(2) Gehrke, *Beiträge zur Kenntniss der Anatomie von Palmenkeimlingen* (Inaug. diss., 29 p. Berlin, 1887).

(3) Klebs, *Morphologie und Biologie der Keimung* (Unters. aus dem Bot. Inst. zu Tübingen. Leipzig, 1881-85).

(4) Pfitzer, *Ueber Früchte, Keimung und Jugendzustände einiger Palmen* (Ber. d. d. Bot. Ges., 1885, p. 32).

Ces divers travaux nous donnent le tableau exact de l'état de nos connaissances en ce qui concerne le sujet qui nous occupe. L'étude de la sortie de la germination au travers du tégument de la graine semble avoir été faite par Pfitzer d'une façon définitive; d'autre part la classification de Klebs implique une interprétation qui, nous le verrons, était très difficile à soutenir sans le concours de l'anatomie, et enfin le travail de Martius a établi dans les modes de germination de Palmiers des divisions capitales qui doivent être conservées et dont l'étude anatomique fera ressortir encore mieux toute l'importance.

Enfin, pour être complet, il convient d'ajouter qu'un grand nombre de figures représentant la germination de divers Palmiers se trouvent éparses dans les travaux de Mirbel (1), Mohl (2), Gaudichaud (3), Karsten (4), Sachs (5), Micheels (6), Wittmack (7), Schlickum (8), etc.

2° *Anatomie de l'embryon.*

Les premières études précises faites sur l'embryon des Monocotylédones et, accessoirement, sur celui des Palmiers datent du commencement du siècle, à l'époque où de Mirbel, Cl. Richard et A. de Jussieu discutaient sur les caractères qui distinguent les Monocotylédones des Dicotylédones et sur la signification morphologique du cotylédon unique de l'embryon des Monocotylédones. Ce sont ces discussions que l'école de Kew a remises aujourd'hui à l'ordre du jour. Cl. Richard (9) pensait que l'embryon des Monocotylédones est indivis et qu'il ne présente à l'extérieur ni solution de continuité, ni fente, et qu'enfin la gemmule n'était jamais dans l'axe de l'embryon, et qu'elle devait, pour sortir, déchirer le tissu qui la sépare de l'extérieur.

---

(1) Mirbel, *Nouvelles recherches sur les caractères anatomiques et physiologiques qui distinguent les plantes monocotylédones des plantes dicotylédones* (Ann. Mus., 1809, t. XIII, p. 54); et *Nouvelles notes sur le Cambium extraites d'un mémoire sur la racine de Dattier* (Mém. de l'Institut de France, 1839).

(2) Mohl, *De Palmarum structura*, dans Martius, *loc. cit.*

(3) Gaudichaud, *Recherches sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux* (Mém. de l'Acad. des Sc., t. VIII des Savants étrangers, 1841).

(4) Karsten, *Vegetationsorgane der Palmen* (Abhandl. d. k. Akad. de Wiss. Berlin, 1847, p. 73).

(5) Sachs, *Traité de Botanique.*

(6) H. Micheels, *loc. cit.*

(7) Wittmack, *Die Keimung der Cocosnuss* (Ber. d. d. bot. Ges., Bd XIV, 1896, p. 145-150).

(8) Schlickum, *Morphologischer und Anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen von Monocotylen* (Bibliotheca Botanica, Heft 35, 1896, 88 p., 5 tabl.).

(9) R. Cl. Richard, *loc. cit.*, et *Analyse du fruit.* (Paris, 1808.)

Pour Mirbel (1), la plumule n'existe que lorsque l'embryon a commencé à germer et enfin A. de Jussieu (2), en 1839, montre au contraire que tous les embryons monocotylédonés possèdent une fente, vis-à-vis de laquelle on trouve, à l'intérieur, la gemmule. Pour cet auteur, cette fente n'est pas autre chose que l'endroit où se rencontrent les deux bords de la feuille cotylédonaire repliée sur elle-même.

La même année, nous entrons, avec un autre travail de Mirbel (3), dans la phase des études spéciales. Cet auteur a figuré des coupes longitudinales (fig. 2) et transversales d'un embryon de Dattier, sur lesquelles on peut voir la gemmule (4) incluse dans une cavité située dans l'axe de l'embryon, cette cavité communiquant avec l'extérieur par une fente visible sur une coupe transversale. On distingue les faisceaux du cotylédon (*ta*, fig. 2) et l'épiderme général recouvrant l'embryon d'une façon continue, de même que la cavité où se trouve la gemmule (*g*, fig. 2) et les parois de la fente cotylédonaire.

Malheureusement Mirbel, dans ce travail, se préoccupe surtout de la différenciation des éléments aux dépens du cambium, qu'il considère comme une matière amorphe, source de toute organisation. Les dessins sont exécutés avec une précision et un souci de l'exactitude des moindres détails que nous ne retrouverons que dans les dessins de Mohl (5), beaucoup plus instructifs que ceux des auteurs plus récents.

Mohl a figuré des coupes longitudinales et transversales d'embryons de *Mauritia flexuosa*, *Phœnix dactylifera* et *Sagus tædigera*. Il ne figure pas de radicule chez le Dattier, mais il en représente une chez les deux autres espèces. Ces radicules sont complètement entourées par le tissu du « corps cotylédonaire » et vis-à-vis de leur pointe se trouvent des cellules formant une zone plus claire, que Mohl a désignée sous le nom de *zone hyaline* (fig. 3). Il a constaté la présence d'une fente cotylédonaire et représente l'embryon du *Phœnix dactylifera* entouré d'un épiderme continu.

---

(1) Mirbel, *loc. cit.*

(2) A. de Jussieu, *Mémoire sur les embryons monocotylédonés* (Ann. Sc. nat., 2e série, t. XI, 1839, p. 341).

(3) Mirbel, *Nouvelles notes*, etc. (Voy. plus haut endroit cité).

(4) Mirbel, figurant dans ce travail un embryon avec une gemmule dont la première feuille est développée, avait dû revenir sur l'opinion qu'il exprimait en 1809.

(5) Mohl, *loc. cit.*

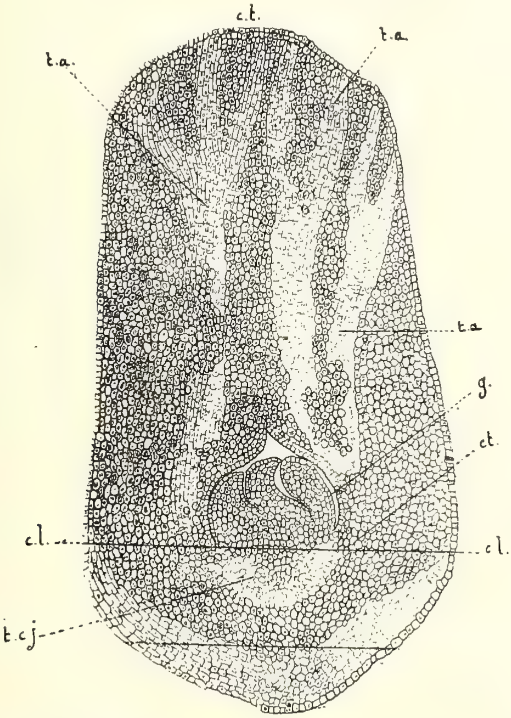


Fig. 2. — Figure de Mirbel représentant une coupe longitudinale de l'embryon du Dattier (1839). *c.t.*, cotylédon ; *t.c.j.*, tissu composé de cellules courtes et jeunes ; *g.*, gemmule ; *c.l.*, cloisons ; *t.a.*, cellules allongées.

Dans les travaux ultérieurs, nous n'allons plus rencontrer que des schémas plus ou moins exacts d'embryons.

Karsten (1) a figuré des schémas de coupes longitudinales d'embryons d'*Iriartæa præmorsa* Kl. étudiés à différents âges ; sur l'une des figures la fente cotylédonaire est bien visible.

Payer (2) a essayé de délimiter d'une façon plus précise les divers tissus de l'embryon en publiant une figure d'un embryon

(1) Karsten, *loc. cit.*

(2) Payer, *Organographie.* (Paris, 1862, p. 247.)

de Dattier dans lequel le cotylédon (fig. 4), en forme de cloche, est soulevé au-dessus d'une tigelle large et plate portant en son centre une gemmule courte et au-dessous d'elle une radicule formée d'un cône très aplati.

Seize ans plus tard seulement, M. Ch. Flahault (1) publiait une figure schématique de l'embryon du Dattier, accompagnée d'une description. Pour cet auteur, la radicule est réduite à un cône de parenchyme sans aucune différenciation, recouvert par une gaine radiculaire, le tout étant complètement entouré par un épiderme absolument continu.

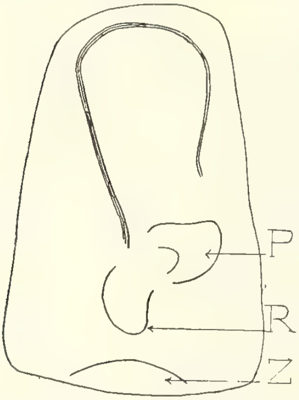


Fig. 3. — Schéma d'une coupe longitudinale d'un embryon de *Mauritia flexuosa*, exécuté d'après la figure de Mohl (*Historia naturalis Palmarum*, Tab. 0-1). P. Plumule; R, radicule; Z, zone hyaline.

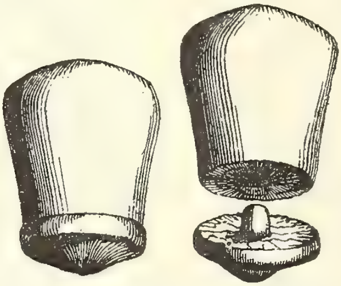


Fig. 4. — Figure de Payer, représentant l'embryon du Dattier (1862).

En 1884, M. Godfrin (2) décrivait sommairement l'embryon du *Latania Borbonica* (fig. 5) et figurait schématiquement la course des faisceaux dans le cotylédon. Il remarquait que les cellules du cotylédon sont plus grandes au centre qu'à la périphérie et qu'elles laissent entre elles des méats.

Deux petites notes de M. H. Micheels (3) nous apprennent que la forme extérieure des embryons de Palmiers n'a aucun rapport avec la classification et, chose plus intéressante, que quelques-uns d'entre eux (*Ptychosperma Alexandra*, *Caryota*) contiennent des raphides d'oxalate de calcium.

---

(1) Ch. Flahault, *Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les phanérogames* (Thèse de la Fac. des Sc. de Paris, 1878).

(2) Godfrin, *Anatomie comparée des cotylédons et de l'albumen* (Ann. des Sc. nat., 6e série, t. XIV, 1884, p. 1).

(3) H. Micheels, *De la présence de raphides dans l'embryon de certains Palmiers* (Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 3e série, t. XXII, 1891, n° 11, p. 391-392). — *Sur la forme des embryons de Palmiers* (Bull. Soc. bot. de Belgique, t. XXXI, 1892, p. 174-178).

M. Osenbrüg (1) nous apporte enfin une remarque nouvelle depuis le travail de Mohl ; il découvre le premier la courbure de l'axe de la plantule dans l'embryon de certains Palmiers et notamment de l'*Areca Catechu* L. En outre, il observe à nouveau, dans un grand nombre d'embryons, des raphides d'oxalate de calcium.

Enfin le travail dernier venu en date, dans lequel se trouve décrit un embryon de Palmier, est celui de Schlickum (2). L'auteur a figuré le schéma d'une coupe longitudinale d'un embryon de *Washingtonia robusta*, dans lequel il n'a pas remarqué la courbure de l'axe de la plantule.

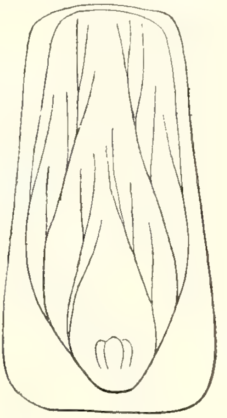


Fig. 5. — Figure de M. Godfrin, représentant une coupe longitudinale schématique de l'embryon du *Latania Borbonica* (1884).

Toute cette longue série de travaux nous a amené à nous faire de l'embryon des Palmiers l'idée suivante : c'est un corps de forme cylindrique, conique, ou cylindro-conique, composé en grande partie par le cotylédon dont la limite précise n'a pas été bien tracée, sauf par Payer. Il est parcouru par un appareil conducteur non encore bien différencié (Flahault) qui va se ramifiant de bas en haut (Godfrin). La gemmule et la radicule sont parfois courbées l'une sur l'autre (Osenbrüg). La gemmule, en général assez bien différenciée, est située dans une cavité du cotylédon, au-dessous d'une fente que possède celui-ci (Mirbel, Mohl, Karsten, Godfrin, Osenbrüg).

La radicule est réduite à un court cône de parenchyme parfois sans différenciation (Flahault), parfois au contraire assez bien visible (Mohl). Elle est située assez profondément (Mohl) et isolée de l'extérieur par une sorte de coiffe ou gaine (Flahault). Tout l'embryon est recouvert d'un épiderme, qui est continu même vis-à-vis de la pointe de la radicule (Mohl et surtout Flahault).

---

(1) Osenbrüg, *Ueber die Entwickelung des Samens der* Areca Catechu *L. und die Bedeutung der Ruminationen* (Dissert. inaug., Marbourg, 1894).

(2) Schlickum, *loc. cit.*

Enfin les cellules du cotylédon sont plus grandes au centre de l'organe qu'à sa périphérie (Godfrin) et certains embryons contiennent des raphides d'oxalate de calcium (Micheels, Osenbrüg).

Cet aperçu permet de penser qu'une étude anatomique plus détaillée de l'embryon pouvait être fructueuse, surtout si l'on prenait soin de rechercher quelles sont les limites exactes du cotylédon et des différentes parties de la radicule, qu'aucun auteur n'avait encore réussi à déterminer d'une façon précise. C'est ce qui a été tenté au cours du présent travail.

3° *Développement du cotylédon.*

Mirbel (1), observant une germination de *Caryota*, remarqua le premier le développement des faisceaux libéro-ligneux, au sein du pétiole cotylédonaire.

Mohl (2) montra qu'au moment de la germination, le pétiole cotylédonaire s'allonge, et que le suçoir se forme par grossissement des cellules qui le composent, en même temps que se produisent des méats intercellulaires.

Karsten (3) admit que le pétiole cotylédonaire s'allonge par augmentation du nombre de ses éléments.

Enfin nous arrivons au mémorable travail de Sachs (4), consacré principalement à l'étude micro-chimique de la digestion de l'endosperme. L'illustre physiologiste eut à considérer, à ce propos, la croissance du cotylédon et la décrivit comme due à la fois à l'augmentation de volume des cellules de cet organe, et aussi, pour une très grande part, aux cloisonnements tangentiels très actifs de l'assise sous-épidermique. L'épiderme, pour suivre cette croissance, se cloisonne abondamment dans le sens radial.

Gris (5), également au cours d'une étude micro-chimique, a

(1) Mirbel, *Nouvelles recherches sur les caractères*, etc.

(2) Mohl, *loc. cit.*

(3) Karsten, *loc. cit.*

(4) Sachs, *Zur Keimungsgeschichte der Dattel* (Bot. Zeit., 1862).

(5) A. Gris, *Recherches chimiques et physiologiques sur la germination* (Ann. Sc. nat. Bot., 5ᵉ série, t. II, 1864, p. 1-123, 14 pl.

confirmé les observations de Sachs en ce qui concerne le mode de croissance du suçoir. Ce résultat est également confirmé par Ebeling (1) qui remarqua en outre que les cellules de l'épiderme du cotylédon sont allongées tangentiellement.

M. Godfrin (2) a fait, en 1884, une étude très complète du cotylédon du *Latania Borbonica*. Le pétiole cotylédonaire s'allonge, grâce à l'allongement de ses éléments. Le suçoir commence alors à se renfler, mais « l'accroissement n'est pas « produit par la multiplication des cellules sous l'épiderme, « comme l'a vu M. Sachs pour le Dattier, mais par l'accrois-« sement de volume des cellules ».

Celles-ci peuvent en effet, d'après M. Godfrin, atteindre jusqu'à huit fois leurs dimensions à l'état de repos.

Le suçoir garde toujours un épiderme, allongé radialement, et qui se cloisonne pour suivre l'accroissement de l'organe qu'il recouvre. Sur le pétiole cotylédonaire au contraire, l'épiderme s'exfolie et il se forme une couche de liège. Le nombre des faisceaux libéro-ligneux n'augmente pas pendant la germination. Ils sont disposés en cercle dans le pétiole, en ellipse un peu plus bas et enfin en fer à cheval dans la gaine cotylédonaire.

Au point de vue anatomique, ces faisceaux s'accroissent d'abord par le jeu d'une couche génératrice, puis ils se différencient. Ceux du pétiole et de la gaine ont une gaine externe de soutien formée de fibres, tandis que ceux du suçoir n'en possèdent pas. Les faisceaux possèdent toujours plus de liber que de bois.

M. G. Firtsch (3) a observé que le système aérifère du suçoir est très développé. Le pétiole cotylédonaire s'effiloche par sa partie superficielle et l'assise sous-jacente forme des poils isolés. L'auteur a également observé des stomates sur le pétiole cotylédonaire, au voisinage de la graine. Les faisceaux sont pourvus de gaines protectrices.

---

(1) Ebeling, *Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen* (Inaug. dissert. Berlin, 1884, et Flora, 1884).

(2) Godfrin, *loc. cit.*

(3) G. Firtsch, *Anatomisch-physiologische Untersuchungen uber die Keimpflanze der Dattelpalme* (Sitz. ber. der K. K. Akad. der Wiss zu Wien, Abt. I, Bd XCIII, 1886, 13 p., 1 pl.).

M. Gehrke (1) étudia la germination de onze espèces de Palmiers. En ce qui concerne la croissance en volume du cotylédon, il pense, comme Sachs, qu'elle est due au cloisonnement actif des cellules sous-épidermiques. L'épiderme est très cloisonné radialement.

Au point de vue anatomique, le suçoir ne présente pas de méats lorsqu'il est jeune, mais seulement lorsqu'il a acquis un développement plus complet.

Le pétiole cotylédonaire possède, dans le bas, à sa périphérie, plusieurs rangées de cellules petites et à parois minces, et une seule rangée vers le haut.

La course des canaux aérifères est différente, dans les espèces étudiées, de ce qu'elle est dans le Dattier et enfin les faisceaux du pétiole cotylédonaire n'ont jamais ici présenté de gaine.

M. H. Micheels, en 1889, a remarqué à nouveau la présence de stomates sur certains pétioles cotylédonaires et la présence, sur le pétiole cotylédonaire des *Livistona*, de cellules épidermiques prolongées en poils, particularité qui se retrouve chez certaines germinations rémotives à ocrea. Enfin, contrairement à Gehrke, il trouve que les faisceaux libéro-ligneux du pétiole cotylédonaire sont entourés de gaines scléreuses.

M. Schlickum (2) a étudié la germination du *Washingtonia robusta*. Il ne trouve l'épiderme ni très allongé dans le sens radial comme le dit Gehrke, ni allongé dans le sens tangentiel comme l'a observé Ebeling. L'épiderme du pétiole cotylédonaire est allongé tangentiellement, surtout près de la graine, et ne se prolonge pas en poils absorbants. Les faisceaux n'ont pas de gaine et forment un cercle plus large à la partie supérieure du pétiole qu'à la partie inférieure.

J'ai orienté surtout mes recherches dans le but d'étudier d'une façon aussi précise que possible le mode de croissance du pétiole cotylédonaire et surtout du suçoir. En effet, pour Sachs, Gris, Ebeling, Gehrke, cet organe s'accroît non seulement par l'augmentation des dimensions de ses cellules, mais encore par les cloisonnements de l'assise sous-épidermique. M. Godfrin pense au contraire que la croissance du limbe cotylédonaire suffit à causer l'augmentation considérable de son volume. Les particularités anatomiques des divers pétioles cotylédonaires m'ont paru d'une importance secondaire, aussi y ai-je apporté une moins grande attention.

---

(1) O. Gehrke, *loc. cit.*

(2) Schlickum, *loc. cit.*

Je ne voudrais pas clore le paragraphe traitant de l'historique du cotylédon sans rappeler à quelles discussions a donné lieu le suçoir du Cocotier (*Cocos nucifera*).

Ce suçoir, qui envahit petit à petit la cavité de la noix de coco, avait été décrit en 1859 par Porte (1), qui le considérait comme une combinaison de l'endosperme avec l'eau. Gaudichaud (2), qui a figuré la germination de divers cocotiers, considère cette « pomme » comme le limbe cotylédonaire tuméfié.

Pour Poiteau (3), il n'y a pas ici de cotylédon et cette masse n'est pas autre chose que la radicule, jouant un rôle spécial.

Jessen (4), Warming (5), et en dernier lieu Wittmack (6) ont remis les choses au point en restituant à la « pomme de coco » l'interprétation morphologique qui lui convient.

4° *Racine et gaine radiculaire.*

Karsten (7) considérait que, chez les Palmiers, il y a rarement une racine principale, celle-ci étant remplacée par des racines latérales. De toutes façons la première racine ne s'allonge que lorsque le pétiole s'est lui-même allongé.

Dans un travail postérieur, le même auteur (8), montrant l'importance que présentent les divers procédés d'enracinement chez les Palmiers, a classé ceux-ci en quatre types.

1° Le type *Iriartæa* caractérisé par l'allongement des premiers entre-nœuds. Les racines latérales naissent tout autour de la tige ainsi formée.

---

(1) Porte, *Ann. des Sc. nat.*, 4e série, t. XI, 1859.

(2) Gaudichaud, *loc. cit.*

(3) Poiteau, *Cours d'horticulture*, 1848.

(4) Jessen, *Ueber die Keimung der Cocosnuss* (Sitz. ber der Gesell. Naturf. Freunde. Berlin, 1878, p. 125).

(5) Warming, *Almindelig Botanik*, p. 275, fig. 140, 2e édit., 1886.

(6) Wittmack, *Die Keimung der Cocosnuss* (Ber. d. d. bot. Gesell., Bd XIV, 1896, p. 145-150).

(7) Karsten, *loc. cit.*

(8) Karsten, *Ueber die Bewürzelung der Palmen* (Linnæa, p. 601-608. Halle, 1856).

2° Le type *Copernicia*. Ici le pétiole cotylédonaire s'allonge beaucoup, allant enterrer profondément la jeune plante dont l'enracinement est ainsi de beaucoup facilité (*Phœnix*, *Scheelea*, *Attalea*).

3° Le type *Sabal*, chez lequel on observe une végétation en stolon croissant vers le bas pour s'enfoncer dans le sol. Des racines latérales se forment autour de ce stolon.

4° Le type *Cocos*. La germination se développe tout contre la graine, produisant d'abord des entre-nœuds très courts, se renflant à sa base et ne s'allongeant que beaucoup plus tard.

Gehrke (1) considère que la première racine est toujours pivotante. Elle meurt plus tard et elle est remplacée par des racines latérales.

Il a retrouvé les types 2, 3 et 4 de Karsten.

Enfin H. Micheels (2), en 1889, s'est occupé également de la production des racines. Certaines plantes possèdent une racine principale accompagnée de racines latérales grêles (*Phœnix*, *Trachycarpus*, *Chamærops*, *Caryota*, *Livistona*, *Latania*, etc.) ; d'autres pas de racines latérales du tout (*Dictyosperma*, *Sabal*, *Thrinax*, *Pritchardia*), pendant qu'enfin chez d'autres : « ces racines latérales sont, au contraire, très développées et aussi fortes ou presque aussi fortes que la racine « principale, c'est-à-dire que cette racine principale est rapidement flétrie et remplacée par des racines latérales chez les « *Kentia*... *Archontophœnix*... *Rhopalostylis*... *Euterpe*... « *Howea*... *Nephrosperma*... *Hyophorbe*... *Geonoma*... *Calyptronoma*... *Desmoncus*... »

Il est inutile d'insister sur le peu de précision de ce dernier paragraphe. Il semble d'ailleurs qu'en général, une certaine obscurité règne sur les descriptions des premières phases de l'enracinement des Palmiers. La cause en est sans doute que les observateurs ont eu affaire à des germinations trop âgées et ne se sont pas inquiétés des premiers stades de la germination.

---

(1) Gehrke, *loc. cit.*

(2) H. Micheels, *Recherches sur les jeunes Palmiers.*

L'incertitude est encore plus grande en ce qui concerne la structure de la radicule embryonnaire, son développement, et la présence ou l'absence d'une gaine radiculaire.

MOHL (1) se contente de dire que la radicule, séparée de l'extérieur par du parenchyme cotylédonaire, doit déchirer celui-ci pour sortir à l'extérieur.

KARSTEN (2) remarque que certains Palmiers n'ont pas de coléorhize (*Phœnix*, *Sabal*, *Hyphœne*).

Il pense que, pour ceux qui en possèdent une, elle sert à digérer les tissus de la graine qui séparent l'embryon de l'extérieur.

Pour PAYER (3) et pour SACHS (4), il semble au contraire, d'après la figure du premier de ces auteurs que nous avons reproduite ici et la figure bien connue du second, que, chez le Dattier, la gaine radiculaire soit absente. Cela vient corroborer l'opinion de KARSTEN.

M. FLAHAULT (5) tend au contraire à admettre la présence de cette gaine dans les genres *Phœnix* et *Cocos*.

Il y a lieu encore de rappeler ici que KLEBS (6) considère que, au début de la germination, c'est la radicule qui apparaît la première, ce qui exclurait toute idée de la présence d'une gaine radiculaire, toutes les parties de la plantule des Palmiers étant portées au dehors de la graine et sans exfoliation préalable par l'allongement du pétiole cotylédonaire. La question de savoir s'il existe une gaine radiculaire, et quels sont ses rapports avec la radicule, restait donc entière. Aussi a-t-elle, en raison de son importance, été l'objet d'une grande partie de mes investigations au cours de ce travail.

La structure de la racine développée a été très bien étudiée par un grand nombre d'auteurs : MIRBEL (7), MOHL (8),

---

(1) Mohl, *loc. cit.*
(2) Karsten, *Vegetationsorgane* (ouvrage cité).
(3) Payer, *loc. cit.*
(4) Sachs, *loc. cit.*,
(5) Flahault, *loc. cit.*
(6) Klebs, *loc. cit.*
(7) Mirbel, *Nouvelles notes sur le Cambium*... (Ouv. cité).
(8) Mohl, *loc. cit.*

Karsten (1), Schwarz (2), Firtsch (3), Gehrke (4), H. Micheels (5), Gillain (6), Eric Drabble (7).

La bibliographie complète de cette question, que nous avons laissée de côté au cours de notre travail, se trouve indiquée, d'une façon très soignée, dans l'excellent travail de M. E. Drabble.

De tout ceci, nous retiendrons seulement que Schwarz a signalé l'absence de poils absorbants chez le Dattier ; Micheels n'en a trouvé que chez les *Hyophorbe* et les *Trachycarpus*, fait reconnu également pour cette dernière espèce par Gillain. Enfin M. Drabble a constaté l'irrégularité fréquente de cette assise pilifère.

La naissance et l'origine des racines latérales ont été étudiées par Mohl (8), Borzi (9) et Drabble (10), qui ont vu qu'elles digèrent le tissu cortical pour sortir à l'extérieur. Les radicelles naissent de la même façon (11).

M. Pirotta (12) a étudié la marche de la différenciation des éléments vasculaires dans la racine. Il arrive à cette conclusion que la différenciation de ces éléments est centrifuge.

Enfin, l'étude du méristème terminal de la racine nous retiendra un peu plus longtemps.

M. Treub (13) a étudié la racine du *Cocos flexuosa* et a trouvé une confusion complète des initiales à son sommet.

---

(1) Karsten, *Die Vegetationsorgane...* (Ouvr. cité).

(2) Schwarz, *Die Wurzelhaare der Pflanzen* (Unters. aus. dem Bot. Inst. Tübingen, Heft II, 1881, p. 135-187).

(3) Firtsch, *loc. cit.*

(4) Gehrke, *loc. cit.*

(5) H. Micheels, *Recherches*, etc... (Ouvr. cité).

(6) Gillain, *Beiträge zur Anatomie der Palmen und Pandaneen Wurzeln* (Bot. Centralblatt, 1900, Bd LXXXIII, nos 11, 12, 13).

(7) E. Drabble, *On the Anatomy of the roots of Palms* (Trans. of the Linnean Society of London, vol. VI, part X, 2e série, Bot., oct. 1904).

(8) Mohl, *loc. cit.*

(9) Borzi, *Formazione delle radice laterale nelle Monocotiledoni* (Malpighia, anno I, 1887, Heft 3).

(10) Eric Drabble, *loc. cit.*

(11) Van Tieghem et Douliot, *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes* (Ann. Sc. nat., 7e série, VIII, 1888, p. 1-60).

(12) Pirotta, *Ricerche ed osservazioni interno alla origine ed alla differenziazione degli elementi vascolari primari nella radice delle Monocotiledoni* (Ann. di Botanica, vol. I, fasc. 5, 1903).

(13) Treub, *Le méristème primitif de la racine dans les Monocotylédones.* (Leyde, 1876.)

Ces résultats sont confirmés par ceux de M. FLAHAULT (1), obtenus en étudiant le *Phœnix dactylifera*, le *Trachycarpus Fortunei* et le *Sabal Adansonii.*

Une figure inédite de M. FLAHAULT, représentant l'extrémité radiculaire du *Phœnix dactylifera*, a été publiée par M. OLIVIER (2) en 1880.

M. BORZI (3) a fait une étude des méristèmes des racines latérales des Monocotylédones qui l'a amené à d'intéressantes conclusions : « Chez les Palmiers il y a tendance, dans les trois histogènes fondamentaux du méristème, à prendre depuis le commencement une indépendance complète entre eux. Une telle condition cesse bientôt et le cône, en définitive, s'accroît par le fonctionnement des initiales communes. »

La présence d'un groupe commun d'initiales a été, d'autre part, chez les racines adultes, confirmée par CORMACK (4), GILLAIN (5) et E. DRABBLE (6). Nous avons également, au cours de ce travail, porté notre attention sur le mode de fonctionnement des méristèmes radiculaires.

5° *Gemmule et gaine cotylédonaire.*

Je n'ai étudié que le développement de la gaine cotylédonaire, laissant de côté celui des jeunes feuilles qui, aussi bien au point de vue morphologique (7) qu'au point de vue anatomique (8), a déjà fait l'objet de nombreuses recherches dont nous citons ci-dessous les principales (1 et 2).

---

(1) Flahault, *loc. cit.*

(2) L. Olivier, *Appareil tégumentaire des racines* (Ann. Sc. nat., 6e série, t. XI, 1880).

(3) Borzi, *loc. cit.*

(4) Cormack, *On polystelic roots of certain Palms.* (Trans. linn. Soc., 2e série, Bot., 5, 1896, p. 275-286).

(5) Gillain, *loc. cit.*

(6) E. Drabble, *loc. cit.*

(7) Pfitzer, *loc. cit.* — Micheels, *Recherches*, etc. (Ouvr. cité).

(8) A. W. Eichler, *Zur Entwickelungsgeschichte der Palmenblätter* Abhand. der K. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1885). — Naumann, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Palmenblätter* (Flora, LXX, 1887, n° 13, p. 193 .

CHAPITRE II

But du travail. — Méthodes de recherche et d'exposition.

§ 1. — But du travail.

Au cours de l'exposé historique qui précède, nous avons signalé, chacune à sa place, les questions que nous avons cherché à résoudre au cours des recherches que nous exposons aujourd'hui.

Nous avons vu, en premier lieu, que l'embryon est mal connu et que l'étude de son anatomie n'est encore qu'ébauchée.

L'étude du mécanisme du développement du cotylédon et du pétiole cotylédonaire a donné lieu à des opinions contradictoires, il importait d'essayer d'en donner une qui soit plus définitive et basée sur des faits précis.

Enfin, on peut dire que l'étude de la radicule embryonnaire et de son développement était absolument à faire, de même qu'il paraissait utile d'observer avec soin l'apparition et les caractères externes des racines latérales.

Je ne sais si j'aurai réussi pleinement à combler toutes ces lacunes, mais j'espère au moins que les quelques résultats nouveaux que j'apporte jetteront une lumière un peu plus complète sur cette famille si importante des Palmiers et que la connaissance plus complète des embryons de ce groupe permettra de le rapprocher d'autres groupes de Monocotylédones, mieux étudiés à ce point de vue.

§ 2. — Méthodes de recherches.

Toutes les graines qui m'ont été envoyées ont été, après stratification dans l'eau tiède, semées en pots dans une serre dont la température était maintenue entre 26 et 30° C. (1).

---

(1) La majeure partie des cultures ont été faites avec beaucoup de sollicitude par M. Chevallier, jardinier de la Faculté des sciences. Avec la bienveillante permission de M. Costantin, professeur de Culture au Muséum, j'ai reçu, de la part de MM. Gérome et Labroy, une très aimable hospitalité dans les serres de cet établissement.

Les germinations étaient suivies de très près, surtout au début de leur développement. C'est en effet l'étude de ces premiers stades qui a été trop négligée jusqu'ici.

Toutes les parties intéressantes des embryons ou des plantules en voie de germination étaient fixées au Flemming fort et incluses en suivant la méthode indiquée par M. Strasburger (1), dans de la paraffine fondant à 55° C.

Je dois à l'extrême bienveillance de M. le Profr Strasburger d'avoir pu, dans son laboratoire même, étudier la pratique de ces méthodes d'inclusion. Je suis heureux de pouvoir le remercier ici.

Les coupes, pratiquées en général à une épaisseur de 5 μ à l'aide d'un microtome de Jung, étaient colorées au brun d'aniline (2). Cette coloration fait ressortir nettement les membranes des cellules, et se prête extrêmement bien à l'obtention de microphotographies.

Sans l'usage de cette technique il m'eût été absolument impossible de mener à bien le travail que je m'étais imposé.

§ 3. — **Méthode d'exposition.**

Prenant pour base le travail de Martius, j'ai étudié d'abord, d'une façon parallèle, le développement de deux types extrêmes : une germination rémotive tubulée (*Phœnix canariensis* Hort.) et une germination admotive (*Archontophœnix Cunninghamiana* W. et Dr.). Cette double description fait l'objet du chapitre III.

Le chapitre IV est consacré à l'étude d'un type intermédiaire : une germination rémotive ligulée (*Sabal umbraculifera*).

Le chapitre V se compose de la description des diverses espèces que j'ai étudiées (3) et, enfin, le chapitre VI contient un résumé et les conclusions de mes recherches anatomiques.

---

(1) E. Strasburger, *Das Botanische Praticum.* (4e édition, chez Gustave Fischer à Iéna).

(2) Le brun d'aniline (brun de Bismarck ou vésuvine), que j'employais était préparé ainsi : après avoir fait bouillir 1 gramme de brun d'aniline dans 100 grammes d'eau distillée, ajouter 1/3 d'alcool absolu et filtrer.

(3) L'ordre suivi pour la succession des genres dans cette description est celui qui a été adopté par M. Drude dans les *Natürlichen Pflanzenfamilien* de Engler et Pranlt.

CHAPITRE III

Étude de la Germination de l'ARCHONTOPHŒNIX CUNNINGHAMIANA W. et Dr. et du PHŒNIX CANARIENSIS Hort.

§ 1. — Description de l'embryon.

A. *Archontophœnix Cunninghamiana.*

La graine mûre de l'*Archontophœnix Cunninghamiana* W. et Dr. est de forme ovoïde et possède un albumen ruminé. Elle provient du développement d'un ovule anatrope, son micropyle est donc voisin de son hile, et c'est par conséquent près du point d'attache de la graine que nous allons trouver l'embryon.

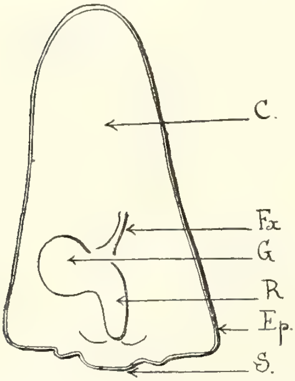


Fig. 6. — Coupe longitudinale schématique d'un embryon d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. C, cotylédon ; F*x*, faisceau du cotylédon ; G, gemmule ; R, cylindre central de la radicule ; E*p*, épiderme du cotylédon ; S, trace du suspenseur.

Celui-ci (fig. 6) a la forme d'un cône dont la base est tournée vers l'extérieur de la graine, et la plus grande partie de sa masse est formée par le cotylédon (fig. 6).

L'embryon contient, vers sa base, une plantule courbe dont la radicule est tournée vers l'extérieur et coïncide à peu près avec l'axe du cône embryonnaire (R, fig. 6). La gemmule (G, fig. 6) a son axe dirigé latéralement : cet axe fait, avec celui de la radicule, un angle d'environ 90°.

L'embryon est entouré d'un épiderme général, composé d'éléments très réguliers (Ep, fig. 6). Cette régularité disparaît vis-à-vis de la pointe de la radicule où des cellules (S, fig. 6), faisant suite à celles de l'épiderme, semblent en relations beaucoup plus étroites avec les cellules plus internes, dont elles continuent les séries, qu'avec les cellules épidermiques voisines. Je vois dans ce massif de cellules la trace du suspenseur.

Nous étudierons successivement la structure de ces diverses parties, à savoir : le cotylédon, la plantule et l'épiderme.

Cotylédon. — Le cotylédon forme, comme nous l'avons dit, la plus grande partie de la masse de l'embryon. Il est directement en contact, par son épiderme, avec l'albumen de la graine, et entoure la plantule.

La gemmule est, par sa partie postérieure, en continuité avec le tissu cotylédonaire, mais ses parties latérales et antérieure sont complètement détachées du cotylédon. Celui-ci présente une fente orientée suivant une génératrice du cône embryonnaire (fig. 7). Au-dessous de cette fente se trouve la cavité dans laquelle est située la gemmule. La fente et la cavité sont recouvertes par l'épiderme (Ep, fig. 7) du cotylédon, qui se relie ainsi à celui de la gemmule.

Il est par contre très difficile de délimiter le tissu du cotylédon de celui de la radicule ; nous essaierons de le faire en étudiant celle-ci.

Le cotylédon est formé par de nombreuses files de cellules qui, vues en coupe transversale, se présentent sous forme de polygones à angles mousses, laissant entre eux des méats, sauf dans la partie supérieure, dans la région comprise entre les faisceaux et l'épiderme (fig. 21, I). En coupe axiale, apparaissent de nombreuses séries longitudinales de cellules, particulièrement nettes vers la pointe du cotylédon (Pl. III, fig. 1) et se continuant de chaque côté de la gemmule et de la radicule. Les éléments de ces séries ont une section polygonale, parfois rectangulaire, sont souvent allongées dans le sens longitudinal et laissent entre eux des méats.

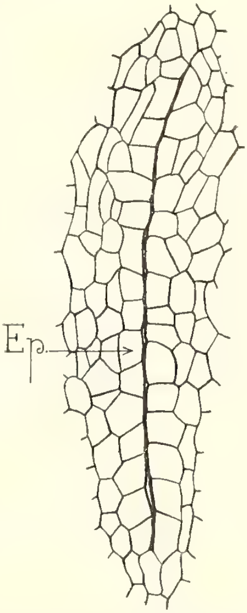


Fig. 7. — Coupe longitudinale de l'embryon de l'*Archontophœnix Cunninghamiana* faite suivant un plan perpendiculaire à l'axe de la gemmule et montrant la fente cotylédonaire tapissée par l'épiderme E*p* du cotylédon. Gr. 280.

Le cotylédon est parcouru par de jeunes faisceaux qui sont très nombreux à la partie supérieure du cotylédon (17 environ).

Ces faisceaux sont peu différenciés, formés d'éléments fermés très allongés qui, sur une coupe transversale, présentent une orientation marquée en séries radiales, semblant provenir de cloisonnements (Fx, fig. 20, I et II).

Si l'on s'approche de la base, on constate que le nombre des faisceaux diminue de plus en plus parce qu'ils se réunissent entre eux, deux à deux, un grand nombre de fois. Ils s'éloignent en même temps de la surface du cotylédon. A la fin il n'en reste plus que quatre qui, par leur disposition, donnent à la partie correspondante de l'embryon une symétrie bilatérale (fig. 8, II et III).

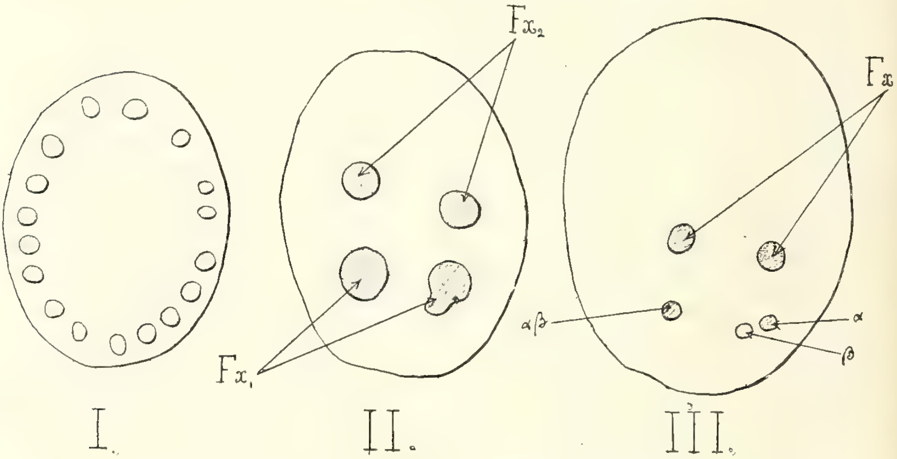


Fig. 8. — Coupes transversales schématiques de l'embryon de l'*Archontophœnix Cunninghamiana*, montrant la disposition des faisceaux. (La notation de ceux-ci correspond aux schémas de la figure 9.) I, partie supérieure du cotylédon ; II, III, parties de plus en plus voisines de la gemmule.

Cette symétrie disparaît vers la pointe du cotylédon (fig. 8, I), mais elle se retrouve plus nettement dans les régions où est située la plantule.

Quels sont maintenant les rapports de ces faisceaux avec la plantule ? La chose est assez compliquée et j'ai cherché à lui donner quelque clarté en construisant, avec le plus de rigueur possible, les schémas I et II de la figure 9. J'ai supposé l'embryon transparent et j'ai figuré, à l'intérieur, la plantule avec sa gemmule en G et le cylindre central de sa radicule en R. Dans le schéma I, la plantule est vue par l'une de ses faces latérales. Je n'ai figuré que la moitié des faisceaux, ceux qui se trouvent situés entre la plantule et l'observateur. Ils se réunissent en deux branches Fx_1 et Fx_2, lesquelles se réunissent à leur tour pour donner une branche unique Fx, après avoir émis deux petites branches α et β.

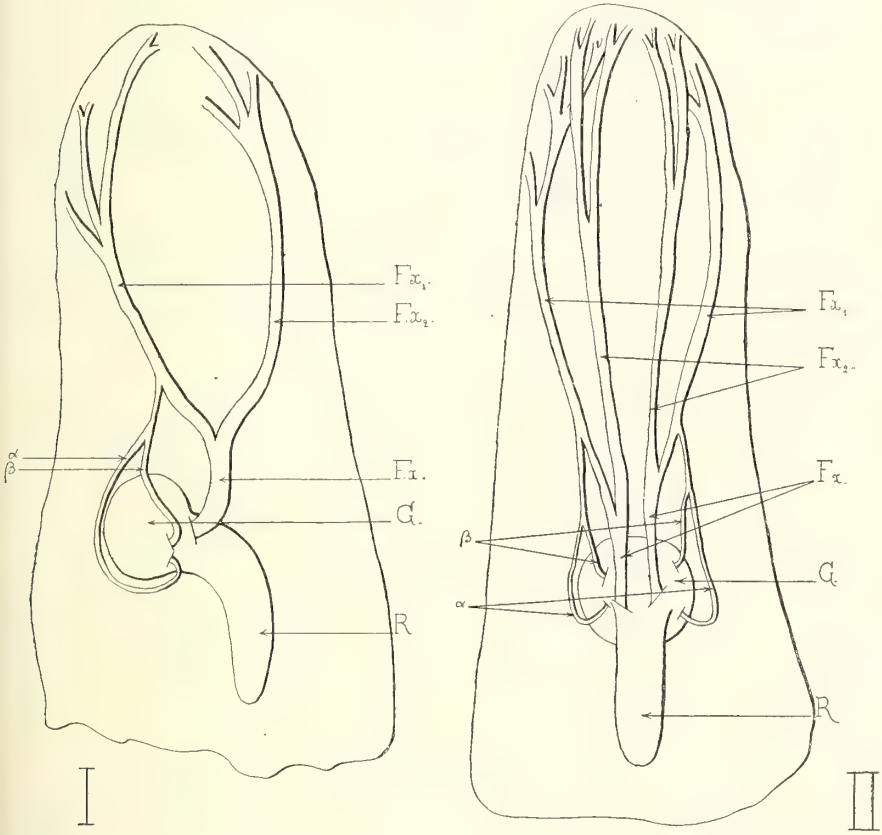


Fig. 9. — Schéma de la course des faisceaux dans l'embryon de l'*Archontophœnix Cunninghamiana*. I, embryon vu de côté ; II, embryon vu par derrière ; G, gemmule ; R, cylindre central de la radicule. (Explications dans le texte.)

Le schéma II représente les mêmes choses, avec cette différence que la plantule est vue par derrière et que tous les faisceaux sont représentés.

Enfin, le cotylédon contient des raphides, qui se trouvent dans des cellules plus grandes que les autres et situées sur les côtés de la radicule.

Plantule. — Elle se compose d'une gemmule bien différenciée, comprenant deux feuilles engainantes, dont la première, bien développée, possède déjà un appareil conducteur rudimentaire pendant que la seconde, très peu développée, entoure le cône végétatif. Vers sa partie postérieure et sur ses parties latérales, elle reçoit les faisceaux du cotylédon (fig. 9, I et II). Comme nous l'avons dit plus haut, la gemmule est, vers sa base, en continuité avec le tissu du cotylédon.

Il est beaucoup plus difficile de distinguer les diverses parties de la radicule, dont la différenciation n'est pas, à beaucoup près, aussi nette. On ne voit en effet, sur une coupe passant par le plan de symétrie de l'embryon (Pl. I, fig. 1), qu'un massif de cellules allongées, dont la limite rigoureuse est assez difficile à établir. Ce massif, encore peu différencié, est le cylindre central de la radicule. Vers sa pointe, et s'étendant de chaque côté, se trouve une plage de cellules très petites, à membranes parfois très plissées, sensiblement isodiamétriques ; vis-à-vis de la pointe du cylindre central, elles se cloisonnent activement et elles se continuent le long et de chaque côté de celui-ci par des files de cellules très allongées. Ces dernières, avec une partie de la plage de jeunes cellules dont il vient d'être parlé, constitueront l'écorce, pendant qu'une autre partie de cette plage (la plus externe) formera la coiffe.

En coupe transversale, on voit que toutes ces cellules sont régulièrement disposées en séries radiales et allongées dans le sens de la longueur des séries. Il est impossible de fixer une limite précise entre ces jeunes tissus et celui du cotylédon, car il n'y a pas entre eux de brusque transition.

A l'extérieur de tout cet ensemble se trouvent des éléments, en tous points semblables à ceux du cotylédon, disposés en séries qui continuent celles des parties supérieures de ce dernier organe. Au cours du développement, ces cellules ne se cloisonnent pas, elles forment treize assises environ qui, séparant la radicule de l'extérieur, constituent à celles-ci une gaine radiculaire.

Épiderme général. — L'embryon est recouvert d'un épiderme sur toutes ses parties. Cet épiderme est très régulier, ses cellules sont allongées dans le sens radial vers la pointe du cotylédon (ep., fig. 20), elles le sont moins vers les régions radiculaires. Il recouvre la cavité dans laquelle se trouve la gemmule et se trouve en continuité avec l'épiderme de celle-ci (Ep, fig. 7).

Cette régularité de l'épiderme disparaît à l'extrémité radiculaire de l'embryon. On trouve, en effet, en ce point un groupe de cellules à parois plus fortement épaissies, souvent peu allongées dans le sens longitudinal et dont le nombre et l'aspect varient beaucoup d'un individu à un autre. Ces cellules ne sont autre chose que le reste du suspenseur (Pl. I, fig. 1).

L'embryon contenu dans une graine mûre d'*Archontophœnix Cunninghamiana* W. et Dr. se compose donc d'une gemmule comprenant deux feuilles bien formées et d'une radicule dont le cylindre central seul est un peu différencié, la coiffe et l'écorce étant confondues. L'ensemble de la future plante (gemmule et radicule) est enveloppé complètement dans le tissu du cotylédon. La radicule est séparée de l'extérieur par une gaine radiculaire.

B. *Phœnix canariensis* Hort.

La graine des *Phœnix* est trop connue pour qu'il soit nécessaire d'en parler longuement ici. Chacun sait que, dans ce genre, l'embryon est situé sur l'une des faces latérales de la graine, bien que celle-ci provienne, comme la graine des *Archontophœnix*, du développement d'un ovule anatrope. L'extrémité radiculaire de l'embryon est tournée vers l'extérieur et perpendiculairement à la surface de la graine. Sa place est d'ailleurs marquée à l'extérieur par une petite empreinte circulaire visible sur le tégument : elle est située, ainsi que nous l'avons vu, à l'opposé de la longue fente, correspondant au raphé, qui partage en deux la graine des Palmiers du genre *Phœnix*.

L'embryon du *Phœnix canariensis* ne nous offre pas, surtout au premier abord, les mêmes caractères que celui de l'*Archontophœnix*, que nous venons de décrire. Son étude nous sera grandement facilitée si nous prenons soin d'examiner tout d'abord quelques embryons détachés de graines non mûres.

Embryons non mûrs. — Le plus jeune qu'il m'ait été donné d'observer était de forme conique (fig. 24, I), constitué par des files de cellules parenchymateuses, polygonales et sans méats. Ces files de cellules sont très régulièrement disposées dans la partie supérieure du cotylédon ; certaines d'entre elles, à éléments plus étroits et plus allongés que les autres (Fx, fig. 24, I), viennent se recourber sous la gemmule, d'où elles vont se perdre dans le cône encore peu différencié qui formera le cylindre central de la radicule (R, fig. 24, I). Ces files sont les futurs faisceaux libéro-ligneux du cotylédon.

La gemmule (G, fig. 24, I) est logée dans une petite cavité, au fond d'un repli du cotylédon, qui s'ouvre à l'extérieur par une fente orientée suivant une des génératrices du cône embryonnaire. La cavité contenant la gemmule, la gemmule elle-même et les parois de la fente sont tapissées par un épiderme en continuité avec celui du cotylédon (Ep, fig. 24, I). La gemmule ne nous offre alors qu'une feuille différenciée. Au-dessous de la gemmule se trouve la radicule (R, fig. 24, I), réduite pour le moment à son futur cylindre central, formé d'un cône de cellules dont les périphériques sont un peu plus étroites et plus allongées que les centrales et dans lequel viennent se perdre les faisceaux du cotylédon. Entre ce cône et l'extérieur se trouve un tissu ne présentant pas de différenciation spéciale. C'est un parenchyme à éléments polygonaux, disposés en files et tout à fait semblables aux éléments du cotylédon.

Le tout est entouré d'un épiderme formé de cellules légèrement allongées dans le sens radial et continu, sauf vis-à-vis de la pointe de la radicule, où l'on peut observer la trace du suspenseur (S, fig. 24, I).

Ces choses sont très modifiées dans un embryon un peu plus âgé (fig. 24, II).

Dans une région de l'embryon située entre le futur cylindre central de la radicule et le suspenseur, des cloisonnements nombreux se sont produits. Ces cloisonnements forment la région M (fig. 24, II) tangente à la pointe du cylindre central (R, fig. 24, II) et séparée de l'extérieur par quelques assises de cellules (4 ou 5) qui ne se cloisonnent pas et ne se cloisonneront pas au cours du développement ultérieur. Ces assises constituent la gaine radiculaire.

Le développement se poursuivant, la région située vers les parties latérales du cylindre central et la partie la plus interne de la région M, donneront l'écorce, pendant que la partie la plus externe de cette même région formera la coiffe.

Tout ce qui est situé entre la région M et l'extérieur forme un triangle de tissu qui correspond à ce que Martius (1) désignait sous le nom de « zone hyaline », dans les figures qu'il a données d'un certain nombre d'embryons de Palmiers (fig. 3).

Considérée à ce stade du développement, la nervation du cotylédon mérite de retenir notre attention. Les faisceaux, bien entendu très rudimentaires, ne se distinguant que par l'allongement et l'étroitesse de leurs éléments, sont nombreux à la partie supérieure du cotylédon. Si l'on descend vers l'extrémité radiculaire, on les voit se réunir fréquemment entre eux, deux à deux. On arrive ainsi à n'en plus trouver que sept, disposés ainsi que l'indique le schéma de la figure 10 (I).

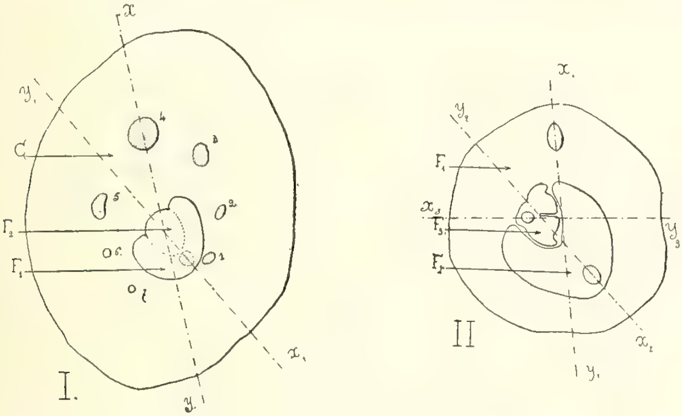


Fig. 10. — Coupes transversales schématiques dans la gemmule du *Phœnix canariensis*. I, gemmule embryonnaire ; II, coupe du bourgeon dans une jeune germination ; C, cotylédon ; F_1, 1re feuille ; F_2, 2e feuille ; F_3, 3e feuille ; XY, trace du plan de symétrie du cotylédon ; X_1Y_1, trace du plan de symétrie de la première feuille ; X_2Y_2, de la deuxième feuille ; X_3Y_3, de la troisième feuille ; 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, faisceaux du cotylédon. Angles phyllotaxiques ; XY-X_1Y_1, 150° environ ; X_1Y_1-X_2-Y_2, 145° environ ; X_2Y_2-X_3Y_3, 132° environ.

Il est évident, à ce moment, que le plan de symétrie du cotylédon passe par le faisceau n° 4 et se trouve sensiblement être le plan dont la trace est XY. Le plan de symétrie de la première feuille végétative, serait, d'autre part, sensiblement celui dont la trace est X_1Y_1, ces deux plans faisant entre eux un angle d'environ 150°, voisin de celui que forment entre eux les plans de symétrie des jeunes feuilles dans le bourgeon (fig. 10, II).

---

(1) *Loc. cit.*

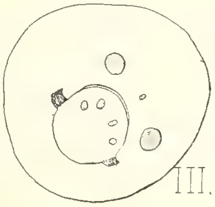
Embryon mûr. — Dans l'embryon mûr, la différenciation est, bien entendu, beaucoup plus accentuée (fig. 23, III). La disposition en série des cellules du cotylédon est devenue plus apparente encore grâce à l'allongement et au cloisonnement des éléments. Les contours de ceux-ci s'arrondissent, de sorte qu'ils laissent entre eux des méats. La seconde feuille gemmulaire apparaît nettement, avec un système conducteur qui, de même que dans la première feuille, est bien visible grâce à l'allongement et à l'étroitesse des éléments.

Les modifications les plus importantes sont survenues dans la région M. Les cellules de cette région continuent à se cloisonner activement. Comme elles occupent presque toute la largeur de la partie radiculaire de l'embryon, la région extérieure à la région M se trouve, en quelque sorte, presque isolée du reste de l'embryon et ses éléments s'étirent pour suivre la croissance des portions sous-jacentes. La région M est absolument indivise, mais on peut déjà y distinguer, d'après le sens des cloisonnements qui s'y produisent, deux plages, une externe, et l'autre plus interne (Pl. I, fig. 2).

La plage externe *c* (fig. 24, III) constituera la coiffe, tandis que la plage interne avec les régions, déjà en voie de cloisonnement, situées sur les côtés du cylindre central (*ec*, *ec*) donnera l'écorce. Les faisceaux du cotylédon, sans être mieux différenciés que ceux des embryons non mûrs, ont acquis plus d'importance par suite de nombreux cloisonnements tangentiels. La série des schémas de la figure 11 permet de suivre la course de ces faisceaux dans le cotylédon. Ceux-ci, très nombreux à la partie supérieure du cotylédon (40 environ), s'anastomosent vers sa pointe. En descendant vers l'extrémité radiculaire de l'embryon, ils se réunissent deux à deux un grand nombre de fois, pénètrent en même temps plus profondément dans le cotylédon et finissent par n'être plus qu'au nombre de sept. (Schéma VI de la figure 11.)

A ce moment, le plan de symétrie du cotylédon a sa trace en XY, cette trace coïncidant avec celle de la première feuille végétative.

Si nous nous reportons au schéma I de la figure 10, nous verrons que, à cause du développement inégal des faisceaux du cotylédon, la symétrie première de l'organe a disparu. Le faisceau n° 7 ne se développe pas du tout et, dans des germinations plus âgées, il occupe une très faible longueur.



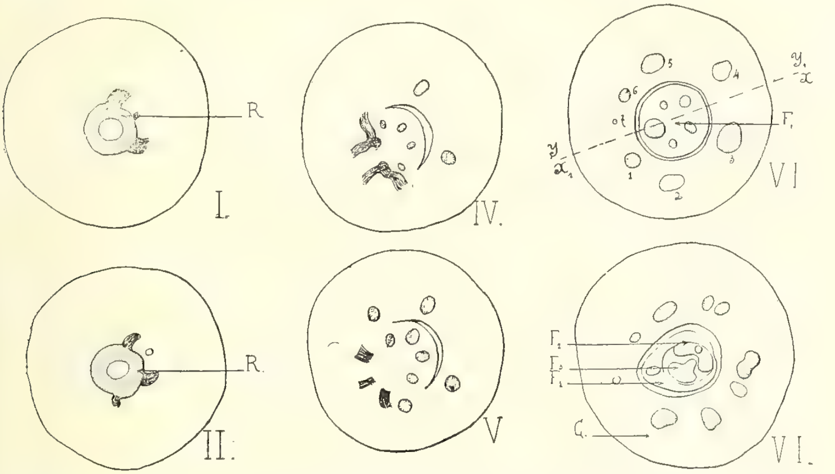


Fig. 11. — Coupes schématiques dans l'embryon du *Phœnix canariensis*, pratiquées de plus en plus loin de son extrémité radiculaire. R, cylindre central de la radicule; F_1, F_2, F_3, feuilles successives; C, cotylédon.

Erratum. — Le VII^e^ schéma placé en bas de la colonne de droite, a été numéroté VI par erreur.

Les six faisceaux numérotés de 1 à 6 sur le schéma I de la figure 10 ont seuls pris de l'importance et se disposent en deux groupes symétriques par rapport au plan XY (fig. 11, VI). C'est cette disposition, observée par Miss Ethel Sargant (1) sur le Dattier, extrêmement voisin du *Phœnix canariensis*, qui lui a servi d'argument, en ce qui concerne la famille des Palmiers, pour soutenir la théorie de l'origine des Monocotylédones qu'elle défend.

---

(1) Miss Ethel Sargant, *A theory of the origin of the Monocotyledons founded on the structure of their seedlings* (Annals of Botany, jan. 1903, vol. XVII, n° LXV, p. 1).

Les faisceaux se recourbent pour entrer dans la plantule, mais n'y présentent, pas plus que dans les cotylédons, aucune différenciation en diverses parties.

L'axe de la gemmule et celui de la radicule sont dans le prolongement l'un de l'autre et nous retrouvons, dans l'embryon mûr, la même fente cotylédonaire que nous avions observée dans l'embryon d'une graine non encore mûre.

Tout cet ensemble est, comme nous l'avons dit, recouvert par l'épiderme, sauf vis-à-vis de la pointe de la radicule, où l'on retrouve la trace du suspenseur.

Cet épiderme s'est activement divisé par des cloisons radiales dans les parties supérieure et radiculaire du cotylédon, de sorte que les cellules épidermiques sont plus hautes que larges en ces points. Elles sont au contraire plus larges que hautes vers les parties moyennes où elles se sont peu cloisonnées et où elles se sont étirées sous l'influence de la croissance des parties sous-jacentes de l'embryon.

Résumé. — L'embryon du *Phœnix canariensis* présente donc, avec celui de l'*Archontophœnix Cunninghamiana*, de très grandes ressemblances. Tous les deux se composent d'une plantule complètement entourée par le tissu du cotylédon. Chez l'un et l'autre, l'embryon est recouvert entièrement d'un épiderme, sauf à l'endroit du suspenseur ; cet épiderme se trouve en continuité avec celui qui tapisse la fente cotylédonaire et la gemmule.

D'autre part, ils diffèrent entre eux profondément par d'autres caractères : l'axe de la plantule est courbe chez l'*Archontophœnix*, droit chez le *Phœnix*. En outre, la région qui doit donner l'écorce et le cylindre central, et que nous avons désignée sous le nom de région M, n'intéresse, chez l'*Archontophœnix*, qu'une faible surface d'une section de l'embryon faite à sa hauteur, alors qu'elle intéresse cette section presque tout entière chez le *Phœnix*. Nous verrons que ce sont précisément ces différences qui expliquent en partie la morphologie si différente de la grmination des deux Palmiers que nous étudions en ce moment.

Enfin, la différenciation est sensiblement analogue dans les deux embryons mûrs.

§ 2. — **Morphologie externe de la germination.**

Il est nécessaire, avant que nous décrivions quelles sont les modifications que subissent, au cours de la germination, les différentes parties de l'embryon, que nous étudiions avec soin la morphologie externe de la germination, afin de nous orienter dans l'étude qui va suivre.

Archontophœnix. — La germination de l'*Archontophœnix* est une germination admotive, c'est-à-dire se développant tout contre la graine.

Les graines dont je me suis servi ont commencé à germer vingt-cinq jours après le semis. L'embryon se gonfle, sa partie moyenne s'allonge, et l'extrémité radiculaire apparaît au dehors. Cette extrémité se renfle, formant tout contre la graine une sorte de bourrelet lenticulaire, très légèrement déprimé au centre. Bientôt se manifeste en ce centre une petite émergence qui s'allonge en se recourbant vers le bas et est entourée d'un imperceptible anneau à sa base, c'est la radicule qui s'est échappée du tissu cotylédonaire qui l'entourait. En même temps, la portion restée dans l'intérieur de la graine s'est légèrement renflée.

C'est une germination arrivée à ce stade que représente la figure 12 (I). La radicule se développe rapidement, la gemmule plus lentement. Cette dernière se différencie d'abord à l'abri du tissu cotylédonaire qui la recouvre. Celui-ci se trouve soulevé par la croissance sous-jacente de la gemmule dont la position se trouve ainsi marquée par une émergence qui finit par acquérir des dimensions relativement grandes (fig. 12, II).

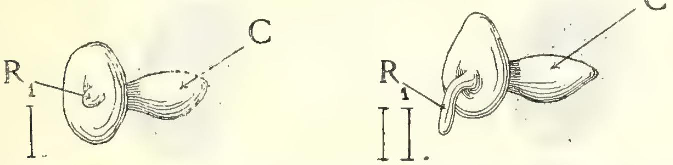


Fig. 12. — Début de la germination de l'*Archontophœnix Cunninghamiana*. R_1, première racine; C, cotylédon inclus dans la graine (partie grisée). Grossi deux fois environ.

Suivant les hasards du semis, l'axe de la gemmule fait des angles très variables avec la verticale, aussi l'émergence gemmulaire occupera-t-elle des positions variables sur le rebord du bourrelet qui se forme contre la graine, mais elle se redressera toujours verticalement à cause du géotropisme négatif de la gemmule incluse.

Celle-ci apparaît bientôt au dehors, enveloppée dans la première feuille, en traversant l'émergence qui la recouvre par la fente cotylédonaire ; elle se trouve ainsi entourée d'une gaine ascendante que j'ai déjà désignée sous le nom de *ligule* du cotylédon (fig. 13, I et II).

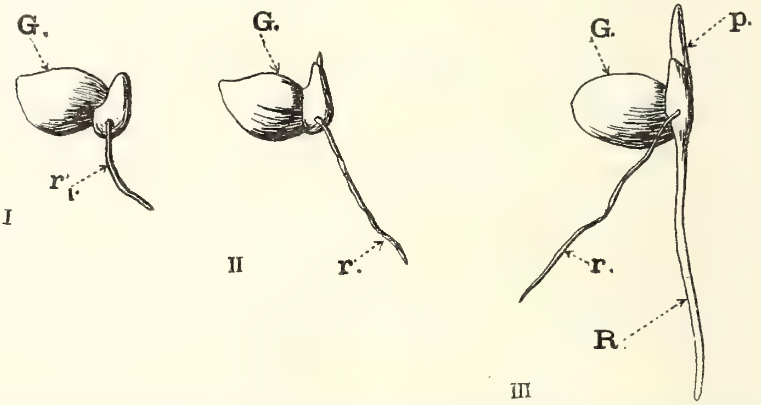


Fig. 13. — États successifs d'une germination d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. G, graine ; r_1, première racine ; *p*, gemmule ; R, racine latérale jouant le rôle de racine principale.. Grandeur naturelle.

La partie de l'embryon restée dans la graine est devenue le suçoir (Haustorium) ou limbe cotylédonaire ; la partie étranglée qui traverse la graine est le pétiole, et enfin le cotylédon possède une gaine qui entoure la gemmule (ligule, L, fig. 14), et d'où s'est échappée la radicule (gaine radiculaire) (fig. 14).

La gaine cotylédonaire augmente de volume et ses parties superficielles s'écaillent, des lambeaux de tissus s'exfoliant constamment. Elle finit d'ailleurs par disparaître complètement lorsque la germination est bien plus âgée.

Le suçoir, d'abord de forme ovoïde, continue sa croissance et finit par se substituer complètement à l'albumen. Celui-ci étant ruminé, il en résulte que le suçoir, à la fin, est hérissé de nombreux prolongements correspondants à l'intervalle des ruminations.

Le pétiole subsiste jusqu'au moment où le suçoir, ayant épuisé toutes les réserves de l'albumen, se flétrit ; il se flétrit lui-même et tombe en même temps que les derniers restes de la gaine cotylédonaire.

La radicule reste toujours grêle et atteint une longueur de quelques centimètres. Elle est accompagnée, au bout d'un certain temps, de racines latérales dont le diamètre est le même que le sien. En raison de la courbure de la plantule dans l'embryon, la radicule n'est pas dans le prolongement de l'axe de la gemmule.

Les premières racines latérales ont une orientation très variable ; elles possèdent, de même que la radicule, de très nombreuses radicelles. Un peu plus tard apparaît une nouvelle racine latérale (R, fig. 13) possédant des caractères très différents des premières. Elle est toujours située dans le prolongement de l'axe de la gemmule et son diamètre est au moins double de celui des racines précédentes.

Ces deux caractères font qu'un observateur peu attentif, qui se contenterait d'examiner ces germinations après l'apparition de cette racine, pourrait considérer qu'elle est la principale (fig. 13, III et 14).

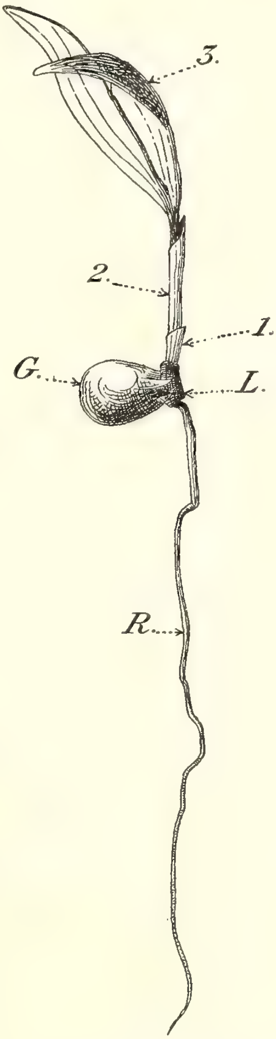


Fig. 14. — Germination avancée d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. G, graine ; R, racine jouant le rôle de racine principale ; L, ligule ; 1, 2, 3, feuilles successives. 2/3 grandeur naturelle.

Plus tard, la première racine, de même que les racines latérales grêles, disparaissent très fréquemment et la pseudo-racine principale reste souvent seule (*R*, fig. 14).

Chez des plantes plus âgées, elle s'accompagne de nouvelles racines latérales dont le diamètre est à peu près le même que le sien.

Les deux premières feuilles végétatives restent à l'état de gaines et la troisième présente un limbe bifide et étalé.

Phœnix. — La germination rémotive du *Phœnix canariensis* se passe, morphologiquement parlant, comme celle du Dattier. La graine, moins allongée que dans celui-ci, contient un embryon cylindrique, situé, nous l'avons déjà dit, latéralement. On peut suivre les étapes morphologiques de cette germination en se servant des figures données par Mirbel (1) pour le Dattier, en 1839.

Au début de la germination, la partie moyenne de l'embryon du *Phœnix*, comme celle de l'*Archontophœnix*, s'allonge la première, ce qui a pour effet de faire apparaître à l'extérieur l'extrémité radiculaire.

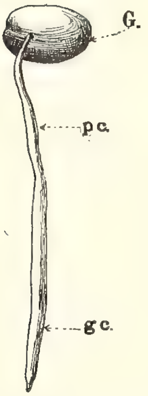


Fig. 15. — Germination du *Phœnix canariensis*. G, graine; *p.c.*, pétiole cotylédonaire; *g.c.*, gaine cotylédonaire. 2/3 grandeur naturelle.

A partir de ce moment, la partie de l'embryon apparue à l'extérieur continue à s'allonger jusqu'à atteindre une longueur de 5 à 7 centimètres ; elle augmente en même temps de diamètre, surtout vers ses parties inférieures, de sorte qu'à la fin elle a la forme d'un cône très allongé, terminé, à l'extrémité radiculaire, par un petit cône renversé (fig. 15).

Pendant ce temps, la partie de l'embryon restée à l'intérieur de la graine est devenue globuleuse. A ce moment l'accroissement en longueur de la partie externe de l'embryon est terminée, le cône s'allonge seul pour donner la première racine. La portion externe du cotylédon, située au-dessus, continue à augmenter son diamètre car la gemmule se développe en son intérieur, y déterminant une cavité de plus en plus grande. Enfin la gemmule, continuant son développement, apparaît au dehors, enroulée dans la première feuille, en passant par une fente qui se produit, semble-t-il, à partir de la fente cotylédonaire (fig. 16).

---

(1) Nouvelles notes sur le cambium, extraites d'un travail sur la racine du Dattier. *Mémoires de l'Institut*, 29 avril 1839.

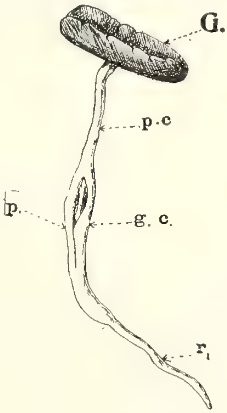


Fig. 16. — Germination du *Phœnix dactylifera*. G, graine; *p.c.*, pétiole cotylédonaire; *g.c.*, gaine cotylédonaire; *p.*, gemmule; r_1, première racine. 2/3 grandeur naturelle.

Les bords de la fente se trouvent écartés par la pression venant de l'intérieur et il ne me paraît pas que l'on puisse, comme certains auteurs ont voulu le faire, attribuer un rôle mécanique à la pointe très dure du bourgeon, car cette pointe ne sort pas toujours la première, ainsi que le montre la figure 16.

Si nous considérons à ce moment la germination, nous la trouverons ainsi composée : le cotylédon comprend un suçoir ou limbe globuleux, contenu dans la graine et continué par un long pétiole et par une gaine d'où s'échappe la gemmule. La surface externe de ce pétiole est en continuité avec celle de la radicule, qui présente seulement un diamètre beaucoup moindre que celui de la gaine cotylédonaire.

Le suçoir s'accroît et, comme chez l'*Archontophœnix*, arrive à occuper la place qu'occupait avant lui l'albumen; il prend alors la forme d'une feuille pelletée (une feuille de capucine par exemple), dont deux bords diamétralement opposés se seraient légèrement roulés sur eux-mêmes et vers le haut (fig. 17). C'est ce qu'on a voulu (1), à tort à mon avis, comparer aux deux lobes d'un cerveau. Environ au moment où la seconde feuille végétative a atteint son développement, le suçoir et son pétiole se flétrissent et tombent. La gaine cotylédonaire s'exfolie un peu plus tard.

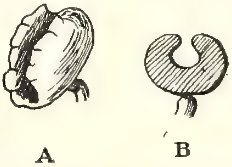


Fig. 17. — Suçoir du *Phœnix canariensis*. A, extrait de la graine; B, en coupe transversale. Grandeur naturelle.

La première feuille végétative reste à l'état de gaine, la seconde possède un limbe développé.

Enfin la radicule reste pendant très longtemps la principale

---

(1) Miss Ethel Sargant, *loc. cit.*

(pendant le développement des trois premières feuilles végétatives). Quelques racines latérales apparaissent à la base du cône radiculaire, mais elles restent très grêles et ne tardent pas à se flétrir. La racine principale possède de nombreuses radicelles de formes assez variables, les unes sont de forme ordinaire, d'autres renflées à la base, d'autres encore réduites à un court cône renflé (fig. 18) (1). La plante continue à augmenter de volume à la base et bien plus tard, lorsque plusieurs feuilles végétatives sont développées, apparaît une nouvelle racine latérale d'un diamètre double environ de celui de la première racine et dont la direction est parallèle à celle de celle-ci. Cette racine nouvelle prend alors l'apparence d'une racine principale (fig. 19).

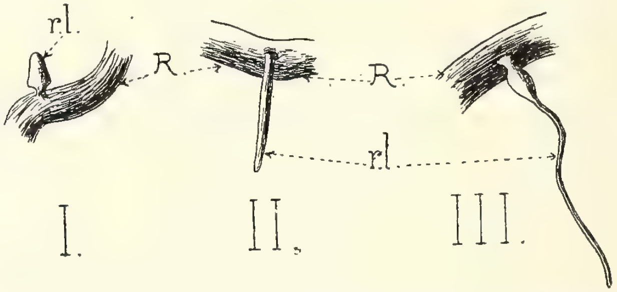
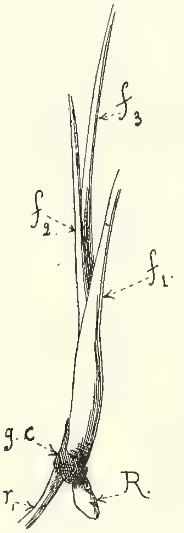


Fig. 18. — I, radicelle globuleuse ; III, radicelle longue à base globuleuse ; R, racine ; *r.l.*, radicelles. Grossi environ 2 fois.



Fg. 19. — Germination âgée de *Phœnix canariensis*. r_1, première racine ; f_1, f_2, f_3, feuilles successives ; R, racine latérale qui va jouer le rôle de racine principale. 2/3 grandeur naturelle.

Résumé. — Si nous comparons maintenant les deux germinations que nous venons de décrire, la principale différence qui nous apparaîtra est, outre la qualité qu'elles ont d'être rémotive et admotive, la présence d'une ligule chez l'*Archontophœnix*, alors qu'on ne retrouve pas cet organe chez le *Phœnix*.

D'autre part, il existe entre ces deux types des points communs : apparition de racines latérales grêles et éphémères à la base de la première racine, puis d'une nouvelle racine latérale plus grosse que la première, et jouant, pendant un certain temps, le rôle de racine principale. Les racines latérales n'apparaissent que lorsque la croissance externe du cotylédon est terminée.

---

(1) Une semblable radicelle a été figurée par Malpighi (*loc. cit.*, pl. VIII, fig. VII).

§ 3. — **Étude anatomique du développement.**

Nous aborderons maintenant, chez les deux espèces qui nous ont servi jusqu'ici de types, l'étude anatomique du développement.

Pour ce faire, nous considérerons successivement les transformations des diverses parties de l'embryon, mais il nous sera difficile, au cours de cette étude, de séparer la radicule de la gaine radiculaire d'une part, et, d'autre part, la gemmule de la gaine cotylédonaire, en raison de la dépendance étroite dans laquelle ces parties se trouvent vis-à-vis l'une de l'autre.

Nous suivrons, dans notre description, l'ordre suivant :

a) Pétiole et limbe cotylédonaires.
b) Radicule et gaine radiculaire.
c) Gemmule et gaine cotylédonaire.
d) Racines latérales.
e) Résumé.

A. *Pétiole et limbe cotylédonaires.* — Nous avons vu précédemment que, au début de la germination, c'est la portion moyenne de l'embryon qui s'allonge la première. Cette augmentation de longueur est due à l'allongement et aux cloisonnements répétés des cellules composant cette partie de l'embryon. L'épiderme se cloisonne pour suivre cet allongement et en même temps apparaissent dans l'appareil conducteur les premiers vaisseaux spiralés.

Les choses s'arrêtent là chez l'*Archontophœnix*, sauf que le tissu conducteur du pétiole cotylédonaire acquerra petit à petit une différenciation plus accentuée.

Ce tissu se compose ici de quatre faisceaux libéro-ligneux.

Chez le *Phœnix*, cet allongement atteint de suite son maximum dans la partie du pétiole qui se trouve enserrée par le tégument de la graine, et il cesse presque au début de la germination.

Ensuite l'allongement maximum est atteint, de proche en proche (fig. 20) par des parties de plus en plus voisines de la gemmule, jusqu'au moment correspondant à la cessation de la croissance externe du cotylédon. L'épiderme, après s'être cloisonné, se trouve étiré et exfolié, et une assise subéreuse se forme au-dessous de lui. Tout ceci marche de pair avec la différenciation du système vasculaire, comprenant environ 18 faisceaux, et avec la production, dans le pétiole cotylédonaire, de gaines de sclérenchyme entourant les faisceaux.

Chez l'*Archontophœnix*, la croissance du cotylédon en volume est due principalement à l'accroissement en dimensions des cellules composant ce membre, suivant tous leurs diamètres, cela ressort de la comparaison des figures 21 (I et II) représentant des coupes de cotylédons de plus en plus âgés faites à la même hauteur. Cette hauteur se mesure en comptant le nombre des faisceaux.

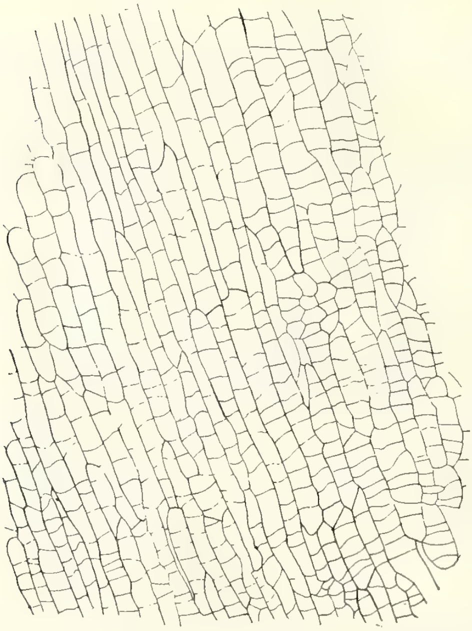


Fig. 20. — Coupe longitudinale dans le pétiole cotylédonaire d'une germination de *Phœnix canariensis*. Les cellules de la partie supérieure de la figure se sont déjà divisées et les cellules-filles allongées, alors que celles de la partie inférieure viennent seulement de se diviser.

En effet, ceux-ci se divisent constamment de bas en haut et leur nombre n'augmente pas pendant la germination. Des coupes pratiquées dans des cotylédons de deux âges différents et présentant le même nombre de faisceaux, peuvent donc être considérées comme faites à des hauteurs comparables.

L'assise sous-épidermique se cloisonne activement dans le sens radial, mais ces cloisonnements ne paraissent contribuer qu'à faire acquérir à la surface de l'organe l'accroissement nécessité par l'augmentation de volume. L'épiderme se cloisonne de même très activement.

Je ne pense donc pas que cette assise sous-épidermique serve à l'accroissemnet en volume du cotylédon. En effet, la figure 21 (I et II) montre que les faisceaux libéro-ligneux du cotylédon restent séparés de l'épiderme par un nombre constant d'assises de cellules.

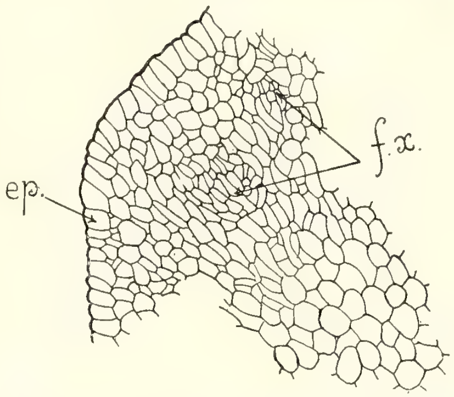


Fig. 21 I. — Coupe transversale du cotylédon embryonnaire de l'*Archontophœnix Cunninghamiana*. (Les faisceaux *fx* sont séparés de l'extérieur par 5 assises de cellules, y compris l'épiderme *ep*.)

Ces observations s'appliquent aussi bien au *Phœnix* qu'à l'*Archontophœnix* (Pl. II, fig. 1 et 2). La croissance en longueur du cotylédon, très marquée dans l'*Archontophœnix*, est due uniquement à l'allongement et au cloisonnement transversal des éléments du cotylédon (Pl. III, fig 1 et 2).

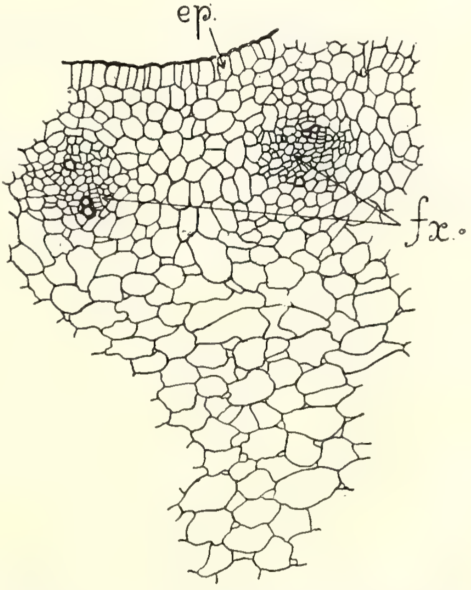


Fig. 21 II. — Coupe transversale dans le cotylédon d'une germination d *Archontophœnix Cunninghamiana*. (Les faisceaux *fx* sont séparés de l'extérieur par 5 à 6 assises de cellules, y compris l'épiderme *ep*.)

B. *Radicule* et *gaine radiculaire*. — Chez l'*Archontophœnix*, dès que l'extremité radiculaire de l'embryon a fait son apparition au dehors, elle se renfle, avons-nous dit, en un bourrelet lenticulaire qui se produit grâce à l'accroissement en volume des éléments du cotylédon situés tout autour de la radicule, et ne prenant pas part à sa formation (Pl. IV, fig. 1). Pendant ce temps, la radicule a accentué sa différenciation. Le cylindre central s'est considérablement allongé pendant que les cellules de la région M se sont déplissées, cloisonnées et orientées en deux plages, que l'on arrive assez aisément à délimiter (Pl. IV, fig. 2). La plage externe donnera la coiffe. La plage interne et la portion de tissu comprise entre elle et le cylindre central a donné la future écorce. Dans les parties latérales de cet ensemble apparaissent, dans certaines cellules, des cloisonnements que l'on peut considérer comme l'ébauche d'une assise pilifère. Ces cloisonnements se produisent dans des cellules appartenant à des files superposées, mais ceci ne saurait nous surprendre, car nous verrons qu'au début du développement de la racine, l'assise pilifère est fréquemment formée de deux assises superposées.

Le tout est recouvert par 4 ou 5 assises de cellules nettement en continuité avec les parties latérales du cotylédon, formant le bourrelet; elles constituent la gaine radiculaire. Les cellules de cette gaine ne se cloisonnent pas, et elles augmentent simplement de volume, comme d'ailleurs toutes celles du cotytédon ; le nombre des assises de ces cellules est le même que celui des couches qui, dans l'embryon mûr, séparait de l'extérieur la région M.

Le développement se poursuit alors rapidement. Cédant à la poussée que produit la jeune racine en voie de croissance, la gaine radiculaire se déchire et se trouve en partie entraînée à la pointe de la radicule.

La différenciation s'accentuant au fur et à mesure que s'allonge la radicule, l'assise pilifère apparaît nettement, d'abord, comme il a été dit, dans les parties latérales de la radicule, puis dans des régions de plus en plus voisines du point végétatif pour arriver enfin à s'y différencier (A*p*, fig. 22).

Cette assise pilifère ne présente pas de poils absorbants et se trouve parfois formée, en des endroits limités, de deux assises de cellules superposées et présentant des caractères analogues. Les éléments de ces assises pilifères, extrêmement allongés dans le sens radial, ont un aspect palissadique (A*p*, fig. 23).

Si, à ce moment, remontant de la pointe vers la base de la radicule, nous nous proposons de suivre les divers tissus, nous observerons que la coiffe et les parties entraînées de la gaine

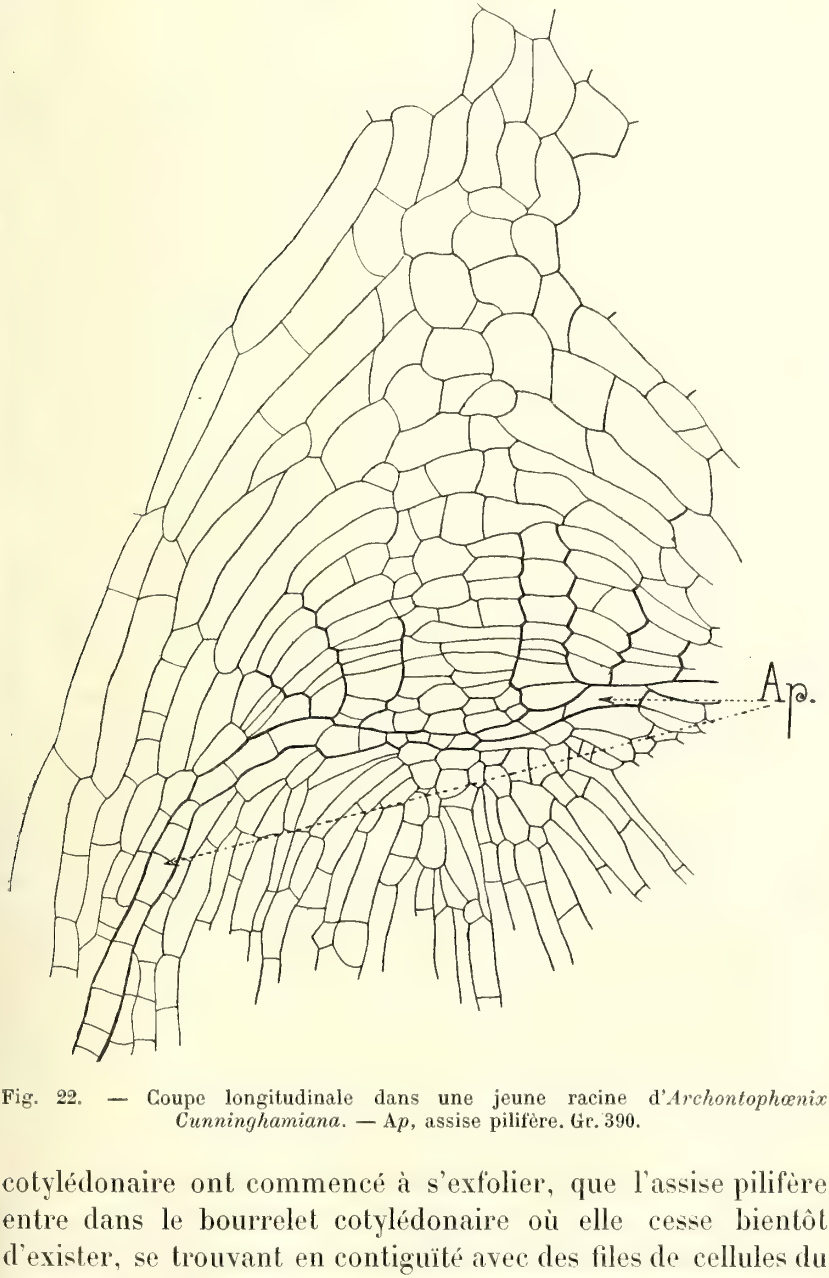


Fig. 22. — Coupe longitudinale dans une jeune racine d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. — A*p*, assise pilifère. Gr. 390.

cotylédonaire ont commencé à s'exfolier, que l'assise pilifère entre dans le bourrelet cotylédonaire où elle cesse bientôt d'exister, se trouvant en contiguïté avec des files de cellules du cotylédon. Les diverses assises de l'écorce viennent ainsi se perdre dans le tissu cotylédonaire ; le cylindre central se relie, par une courbe dont la forme dépend de la position qu'avait prise la graine sur le sol, au tissu conducteur de la gemmule et du cotylédon (fig. 25).

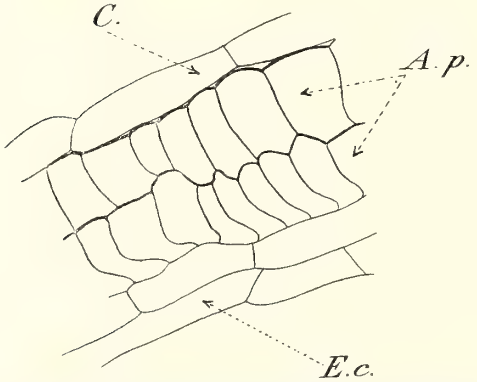


Fig. 23. — Coupe longitudinale dans une jeune racine principale d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. — Ap, assise pilifère dédoublée ; C, coiffe ; Ec, écorce. Gr. 347.

Chez le *Phœnix*, les choses se passent un peu différemment. Pendant que le pétiole cotylédonaire s'allonge, la plantule accentue sa différenciation. Le cylindre central s'allonge et la région M se cloisonne très activement. Par suite de l'allongement du cylindre central de la radicule, la région M tend à se courber, ainsi qu'il est facile de le voir en étudiant les schémas de la figure 24. De plus, les cloisonnements sont les plus actifs dans les parties à la fois axiales et inférieures de cette région M, de sorte que le cône radiculaire tend à s'allonger, en même temps que l'épaisseur des tissus compris entre le cylindre central et l'extérieur s'accroît considérablement. Les cloisonnements de la région M ont aussi pour résultat d'accroître le diamètre de la région radiculaire du cotylédon. Dans la masse de tissus comprise entre le cylindre central de la radicule et l'extérieur, il est bientôt possible de distinguer que les cellules tendent à s'orienter en une coiffe et une écorce ; on peut suivre approximativement la limite de ces deux tissus qu'il est impossible d'ailleurs, en l'absence de toute assise pilifère, de délimiter d'une façon plus précise (Pl. V, fig. 1 et 2).

Les portions de l'embryon qui étaient externes à la région M ne se sont pas cloisonnées. Elles ont constitué une gaine radiculaire qui, entraînée dans le sol, ne tarde pas à s'exfolier, de même que les parties superficielles de la gaine et du pétiole cotylédonaire.

Il se forme, sur toutes ces surfaces, une ou plusieurs assises subéreuses. Il en résulte qu'il est impossible, dans le cas du

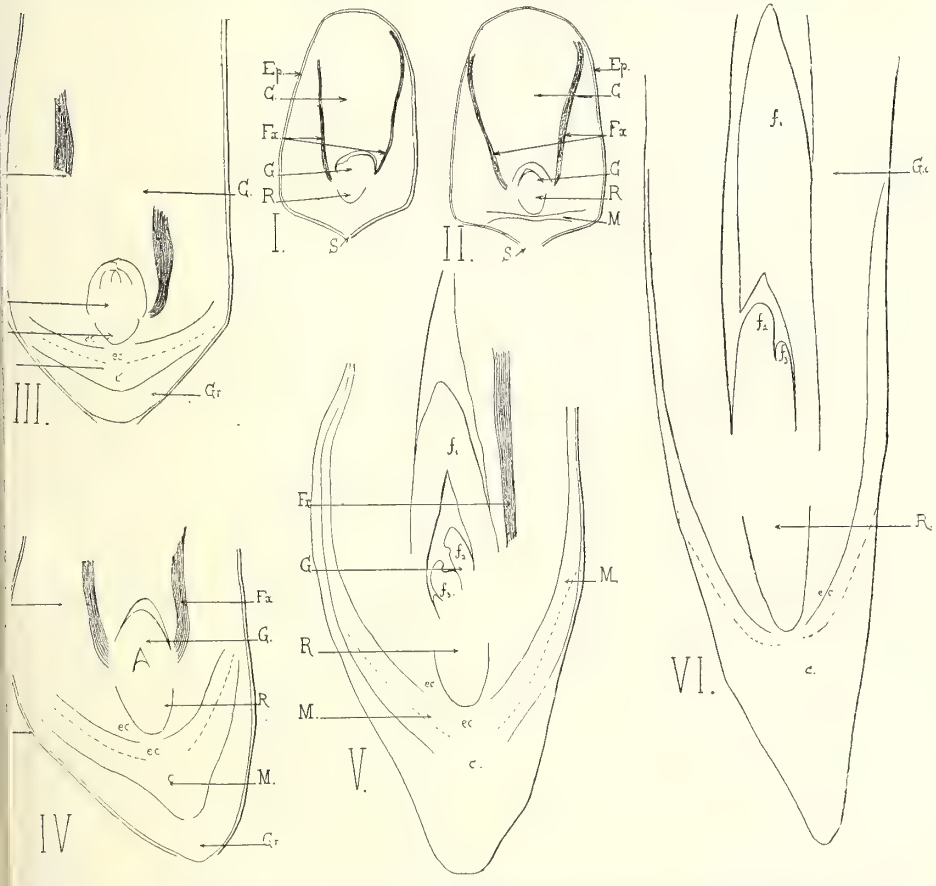


Fig. 24. — Embryon et germination du *Phœnix canariensis* ; I et II, embryons non mûrs ; III, embryon mûr ; IV, V et VI, germination (coupes longitudinales) ; *Ep.*, épiderme de l'embryon ; *S*, suspenseur ; *C*, cotylédon ; *G.c.*, gaine cotylédonaire ; *Fx*, faisceaux du cotylédon ; *G*, gemmule ; f_1, f_2, f_3, feuilles successives ; *R*, cylindre central de la radicule ; *M*, région se cloisonnant pour donner une partie de l'écorce *ec.* et la coiffe *c.* de la radicule ; *Gr*, gaine radiculaire.

Phœnix, de retrouver dans une germination, même assez peu avancée, la gaine radiculaire, dont la présence ne peut se constater que tout à fait au début de la germination de l'embryon. L'écorce de la racine est d'un diamètre plus petit, mais semble alors en continuité parfaite avec la gaine du cotylédon.

Cela est surtout visible lorsque, la croissance externe du cotylédon étant terminée, le méristème terminal de la radicule a commencé à fonctionner.

L'assise pilifère apparaît très tard, lorsque la radicule a déjà atteint plus de 1 centimètre de longueur. Elle se forme au début à quelque distance du sommet végétatif qu'elle n'arrive pas à atteindre.

Les cellules de l'assise pilifère n'ont pas de poils absorbants et sont très allongées dans le sens radial.

La racine, à cet état, ne présente pas d'initiales spécialisées, mais une région méristématique d'où proviennent tous les tissus.

C. *Gemmule et gaine cotylédonaire.* — Chez l'*Archontophœnix*, la gemmule se développe, ainsi que nous l'avons exposé plus haut, à l'intérieur du bourrelet cotylédonaire. Ce dernier suit pendant quelque temps l'accroissement du tissu cotylédonaire et pour cela ses éléments s'allongent, puis se cloisonnent abondamment (Pl. VI, fig. 2).

La gemmule s'échappe plus tard par la fente du cotylédon et à ce moment cesse l'accroissement de la gaine cotylédonaire, dont les parties superficielles s'exfolient et se subérifient, jusqu'au moment où elle se détache complètement. Les faisceaux de la gemmule et ceux du cotylédon sont en continuité avec ceux de la radicule, mais ce passage ne se fait pas d'une façon simple. Si l'on va de la racine vers la gemmule, on voit que les faisceaux du bois sont de plus en plus étalés latéralement, et, à une certaine hauteur, il y a tendance à la formation d'une zone ligneuse interne à une zone libérienne, puis, plus haut encore, on trouve des îlots de bois accompagnés d'îlots libériens vers leur côté externe. A la hauteur et entre ces îlots libériens se trouvent d'autres îlots ligneux accompagnés également d'îlots libériens. Plus haut encore, on trouve deux cercles de faisceaux libéroligneux.

Chez le *Phœnix*, la gaine cotylédonaire s'accroît de la même façon que le pétiole. Elle s'accroît également en diamètre, vers sa base, grâce au cloisonnement des parties supérieures de la région M, qui, par la croissance du cylindre central de la radicule, se trouve recourbée en un croissant dont les deux pointes, tournées vers le haut, sont à la hauteur de la gemmule.

La gemmule s'accroît à l'intérieur de la gaine cotylédonaire, mais les choses se passent un peu autrement ici que chez l'*Archontophœnix*. Chez ce dernier Palmier en effet, la gaine cotylédonaire s'accroît en même temps que la gemmule qu'elle continue à envelopper, jusqu'au moment où, cet accroissement cessant, la gemmule sort par la fente cotylédonaire.

Chez le *Phœnix* au contraire, la gaine cotylédonaire atteint d'abord son accroissement maximum en longueur, puis la gemmule, se développant à son tour, se fraye un passage dans la base du pétiole cotylédonaire, y déterminant une cavité qui se recouvre d'un épiderme particulier. Vers ses parties inférieures nous retrouvons dans la gaine cotylédonaire les six faisceaux principaux, orientés en deux groupes de trois, que nous avions déjà signalés dans l'embryon mûr.

D. *Racines latérales.* — Nous avons déjà dit quel rôle important jouent les racines latérales dans la germination de l'*Archontophœnix*. Ces racines traversent la gaine cotylédonaire ou la gaine radiculaire non pas, comme la radicule, en déchirant les tissus qui séparent le point végétatif de l'extérieur, mais en les digérant, ainsi que le montre la figure 1 de la Planche VI.

Il existe une autre différence entre les racines latérales et la radicule. Nous avons vu que chez cette dernière les tissus, sauf le cylindre central, à leur entrée dans le bourrelet cotylédonaire, y disparaissent l'un après l'autre, se trouvant en continuité avec des cellules du cotylédon. Les racines latérales, au contraire, conservent leur individualité entière dans le tissu cotylédonaire et l'on peut suivre toutes leurs parties, y compris l'assise pilifère, jusqu'au voisinage du cylindre central de la radicule, ou plutôt jusqu'au faisceau de tissu conducteur qui traverse le bourrelet cotylédonaire qui leur a donné naissance. La racine latérale plus grosse que les autres, que nous avons vue apparaître dans le prolongement de l'axe de la gemmule, naît toujours plus haut que les premières racines latérales grêles. Le schéma de la figure 25 permet de se rendre un compte exact de ces faits.

Une coupe longitudinale dans le point végétatif de cette grosse racine latérale nous révèle une confusion complète des initiales. L'assise pilifère ne s'y manifeste qu'assez loin du point végétatif.

Chez le *Phœnix*, les racines latérales naissent également en digérant le tissu qui les sépare de l'extérieur.

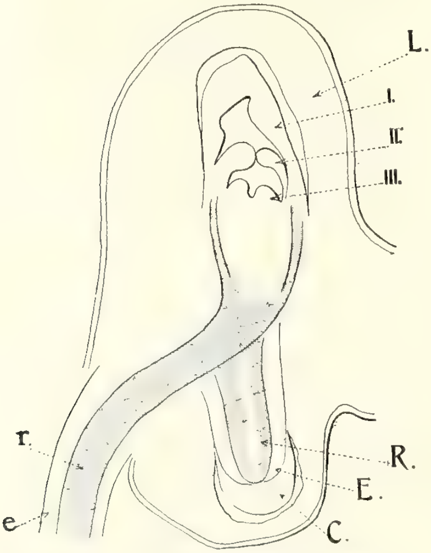


Fig. 25. — Coupe schématique longitudinale d'une germination âgée d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. — L, ligule; I, II, III, feuilles successives; *r*, cylindre central de la 1re racine; *e*, écorce de la même; R, cylindre central de la racine latérale jouant le rôle de racine principale; E, écorce de la racine latérale jouant le rôle de racine principale; C, coiffe de la racine latérale jouant le rôle de racine principale.

E. *Résumé.* — Le premier acte de la germination est toujours l'allongement du pétiole cotylédonaire, qui a lieu grâce à l'allongement et aux cloisonnements répétés de ses cellules.

Le limbe du cotylédon augmente en même temps de volume, grâce aux cloisonnements et surtout à l'augmentation du volume de ses éléments. L'épiderme et l'assise sous-épidermique se cloisonnent d'une manière très active, radialement, pour augmenter la surface du cotylédon. L'assise sous-épidermique ne joue aucun rôle dans la croissance du cotylédon.

La radicule accentue sa différenciation pendant la phase de la germination qui correspond à l'allongement du pétiole cotylédonaire.

Cette phase est très courte chez l'*Archontophœnix*, aussi la radicule sort-elle bientôt du bourrelet cotylédonaire, exfoliant sa gaine qui lui forme à la base un petit anneau.

Chez le *Phœnix*, l'allongement du pétiole est très lent. La gaine radiculaire s'exfolie déjà pendant le mouvement de descente du collet, de sorte qu'au moment où la radicule s'accroît, cette gaine n'existe plus. Il est d'autant plus difficile d'en constater l'existence que : 1° le cotylédon ne se renfle pas en un bourrelet à sa base, 2° l'assise pilifère apparaît très tardivement, 3° la surface du pétiole et de la gaine cotylédonaire et de la partie supérieure de la racine s'exfolient de bonne heure et se couvrent d'une assise subéreuse uniforme.

Enfin, le méristème terminal de la racine de *Phœnix* ne présente pas d'initiales spécialisées, alors que celui de la radicule de l'*Archontophœnix* présente une assise pilifère allant jusqu'au sommet végétatif.

La gaine (ligule) cotylédonaire de l'*Archontophœnix* se développe en même temps que le bourgeon en croissant autour de lui. Chez le *Phœnix*, au contraire, le bourgeon se développe dans une portion du pétiole cotylédonaire qui a déjà subi son allongement maximum.

Il s'y forme petit à petit une cavité qui se recouvre d'un épiderme très aplati.

Enfin, chez les deux espèces, les racines latérales naissent en digérant le tissu cortical.

Le méristème terminal de la grosse racine latérale de l'*Archontophœnix* est constitué comme celui de la radicule du *Phœnix*.

CHAPITRE IV

Étude de la germination du SABAL UMBRACULIFERA Mart.

§ 1. — Anatomie de l'embryon.

L'embryon est de forme conique, il est assez allongé. Il est formé de cellules qui, comme celles des embryons que nous avons étudiés jusqu'ici, se présentent, en coupe longitudinale, sous forme de rectangles ou de polygones allongés suivant la longueur du cotylédon et, en coupe transversale, sous forme de polygones laissant entre eux des méats, même dans la région située entre l'épiderme et les faisceaux.

Ceux-ci, différenciés presque uniquement par l'allongement et l'étroitesse de leurs éléments, sont nombreux et rapprochés de la partie externe du cotylédon dans les régions supérieures de celui-ci. A mesure que l'on descend, on les voit s'unir entre eux et s'enfoncer dans la profondeur de l'organe, leur nombre diminuant ainsi peu à peu.

Ils restent plus nombreux dans cette espèce que dans celles que nous avons précédemment étudiées. C'est ainsi qu'au-dessus de la gemmule on peut en compter neuf, le plan de symétrie du cotylédon passant par l'un d'entre eux.

Le cotylédon est recouvert d'un épiderme dont les éléments sont très allongés dans le sens radial.

La trace du suspenseur, très réduite, est cependant bien visible à l'extrémité radiculaire de l'embryon.

La plantule est courbe, la radicule, peu différenciée, se compose d'un cylindre central dont la limite est difficile à préciser, recouvert extérieurement par une région en voie de cloisonnement dans laquelle on peut distinguer la limite de la future écorce et de la future coiffe, le tout recouvert par quelques assises de cellules qui ne se divisent pas et forment la gaine radiculaire. Cette extrémité radiculaire est, en somme, tout à fait semblable à celle d'un embryon mûr de *Phœnix*. La gemmule se compose de trois feuilles.

§ 2. — **Germination.**

Au point de vue morphologique, la germination d'un *Sabal* commence, comme celle d'un *Phœnix*, par l'allongement du pétiole cotylédonaire, qui fait apparaître au dehors l'extrémité radiculaire de l'embryon (fig. 26). Celui-ci continue à s'allonger, puis cette croissance s'arrête et, en même temps que la radicule continue à croître comme chez le *Phœnix canariensis*, apparaît une émergence latérale qui grossit rapidement et d'où s'échappe bientôt le jeune bourgeon, autour duquel l'émergence a proliféré pour lui former une ligule. Pendant ce temps, le suçoir s'est développé et il finit par envahir toute la partie de la graine occupée précédemment par l'albumen, dont il prend la forme globuleuse. La première racine reste la seule pendant très longtemps, elle porte simplement quelques radicelles. Lorsque la germination vieillit, la base de la ligule cotylédonaire se renfle beaucoup et, au fur et à mesure que la plante croît, s'allonge vers le bas, des racines adventives se produisant, au-dessous de la première racine, sur le corps ainsi formé que Karsten (1) a désigné sous le nom de stolon (fig. 27).

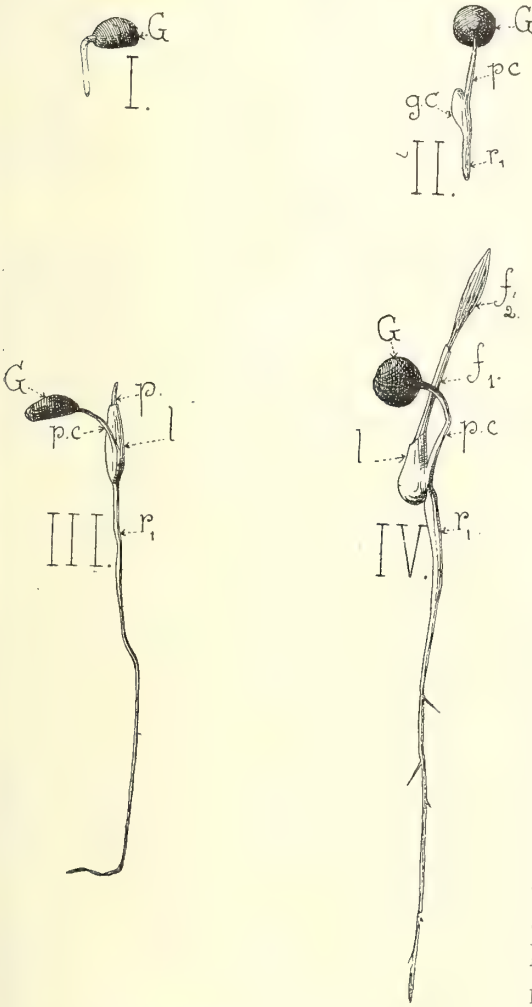


Fig. 26. — États successifs de a germination du *Sabal umbraculifera*. — G, graine; *p*, gemmule; *p.c*, pétiole cotylédonaire; *l*, ligule; *g.c*, gaine cotylédonaire; *r*, première racine; f_1, f_2, feuilles successives. — 2/3 grandeur naturelle.

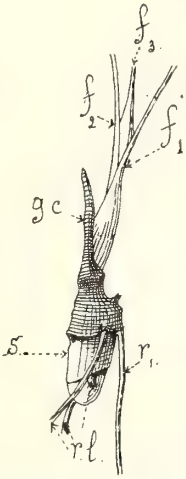


Fig. 27. — Germination âgée de *Sabal umbraculifera*. — f_1, f_2, f_3, feuilles successives; *g.c*, gaine cotylédonaire; *s*, stolon; r_1, première racine; *rl*, racines latérales. — 2/3 grandeur naturelle.

Au point de vue anatomique, la croissance du pétiole cotylédonaire et en général de tout l'embryon présente les mêmes particularités qui ont été décrites chez le *Phœnix canariensis*. Il en est de même de la croissance de la radicule, dont l'assise pilifère, dépourvue de poils, apparaît seulement un peu plus tôt que chez le *Phœnix*. Il en résulte que le point végétatif de la racine acquiert plus tôt sa structure définitive. Enfin la ligule se forme, comme chez l'*Archontophœnix*, par la croissance en longueur et les cloisonnements répétés des cellules de la ligule cotylédonaire.

---

(1) Karsten, *Ueber die Bewürzelung* (ouvr. cité).

La surface de tous ces organes : pétiole, ligule cotylédonaire, base de la racine, perd bien vite son épiderme, et le tout est recouvert bientôt d'une couche continue de liège, de sorte que l'origine endogène de la racine n'est plus visible.

En résumé, le *Sabal* se rapproche du *Phœnix* par ce caractère qu'il a de posséder une germination rémotive et une première racine persistante. Il se rapproche au contraire de l'*Archontophœnix* par la courbure de sa plantule dans l'embryon, et par ce fait que les deux germinations possèdent une ligule, qui, dans les deux cas, se forme de la même façon.

CHAPITRE V

Description des autres espèces.

§ 1. — **Phœnix** L.

1. *Phœnix dactylifera* L.

Ce palmier est très voisin du *P. canariensis*, que nous avons étudié avec beaucoup de détails. Son embryon se distingue un peu de celui de son congénère par les dimensions de la plantule, qui sont un peu plus réduites.

Tout ce qui a été dit à propos du *P. canariensis* s'applique à cette espèce.

2. *Phœnix rupicola* R. Anders.

Se rapproche, à tous les points de vue, du *P. canariensis*.

Nous avons reproduit une coupe de l'embryon au début de la germination, qui ne se distingue en rien d'un embryon, au même stade, de *P. canariensis* (Pl. V, fig. 1).

3. *Phœnix reclinata* Jacq., *P. sylvestris* Roxb., et *P. spinosa* Thom.

Ces espèces présentent les mêmes particularités morphologiques que celles que nous avons étudiées précédemment.

§ 2. — **Chamærops** L.

Chamærops humilis L.

L'embryon, voisin du point d'attache de la graine, est constitué comme celui du *Trachycarpus excelsa*, que nous étudierons un peu plus loin.

La plantule est droite.

La germination ressemble beaucoup, par son aspect morphologique, à celle des *Phœnix*, avec cette différence que les deux lèvres de la fente cotylédonaire prolifèrent un peu, formant ainsi deux petites languettes, situées de part et d'autre du bourgeon.

En outre, les premières racines latérales qui, chez les *Phœnix*, restent grêles, prennent ici un développement plus considérable. Après quelque temps naît, comme chez les *Phœnix*, une racine latérale plus grosse que la première racine et parallèle à celle-ci.

§ 3. — **Trachycarpus** Wendl.

1. *Trachycarpus excelsa* Wendl.

A. *Embryon.* — La graine des *Trachycarpus* a la forme d'un gros haricot, dont le point d'attache est situé presque dans le fond de la concavité, l'embryon étant, au contraire, logé du côté de la partie convexe de la graine, perpendiculairement à sa surface. Cet embryon est cylindrique et possède un épiderme qui, surtout vers la partie supérieure du cotylédon, est formé de cellules grandes et fortement allongées radialement. La plantule est droite, mais au lieu d'être, comme celle du Dattier, sensiblement dans l'axe de l'embryon, elle est excentrique et disposée un peu obliquement.

La trace du suspenseur est très visible chez tous les embryons de *Trachycarpus excelsa* que j'ai eu l'occasion d'observer (fig. 28).

Le cotylédon est, comme toujours, parcouru par de nombreux faisceaux qu'on voit se réunissant fréquemment deux à deux, en s'enfonçant dans le tissu, lorsqu'on les suit de la partie supérieure vers la base du cotylédon. Ils finissent par n'être plus que 4 à la hauteur de la gemmule. Celle-ci ne possède encore qu'une feuille, dont le plan de symétrie coïncide sensiblement avec celui du cotylédon mûr.

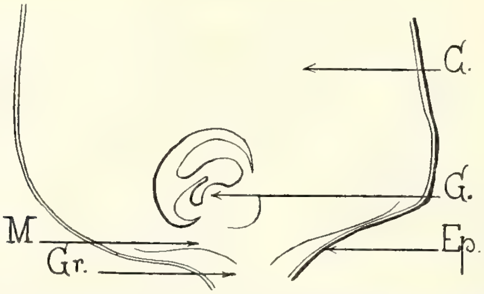


Fig. 28. — Coupe longitudinale à la base d'un embryon de *Trachycarpus excelsa.* Au centre, la plantule droite mais disposée obliquement avec sa gemmule en G ; *K*, cotylédon ; *M*, région en voie de cloisonnement qui donnera l'écorce et la coiffe ; *Gr*, gaine radiculaire ; *Ep.*, épiderme du cotylédon.

La radicule se compose d'un cylindre central, réduit encore à un cône de parenchyme sans différenciation, à l'extérieur duquel on rencontre successivement une région qui est le siège de cloisonnements actifs, puis plusieurs assises de cellules étirées, et enfin l'épiderme, interrompu seulement à l'endroit du suspenseur. La région en voie de cloisonnement est ce que nous avons appelé jusqu'ici la *région M* ; les quelques assises de cellules qui la recouvrent correspondent à la gaine radiculaire.

B. *Étude morphologique de la germination.* — Au point de vue morphologique, la germination du *Trachycarpus excelsa* se passe à peu près comme celle des *Phœnix*. C'est donc une germination rémotive tubulée (fig. 29).

Cependant, il y a lieu de remarquer que les deux lèvres de la fente cotylédonaire prolifèrent légèrement, formant, de chaque côté du bourgeon, une petite languette.

C. *Étude anatomique du développement.* — La croissance du pétiole cotylédonaire et du cotylédon se fait comme dans les cas déjà étudiés.

Le cotylédon est remarquable par la hauteur des cellules épidermiques à son sommet.

La radicule se développe de la même manière que nous avons vu se développer celle du *Phœnix*, mais l'assise pilifère apparaît ici beaucoup plus tôt, sans atteindre, comme cela a lieu chez l'*Archontophœnix*, le point végétatif. On la suit jusqu'à la base de la radicule et même sur les côtés de la gemmule, où elle se trouve en continuité avec des files de cellules séparées de l'extérieur par une ou deux autres files.

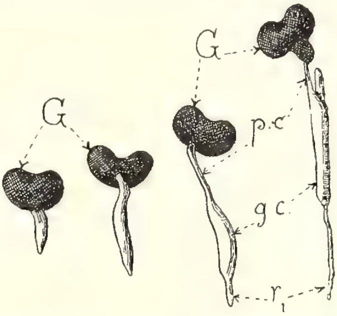


Fig. 29. — États successifs d'une germination de *Trachycarpus excelsa*; *G*, graine; *pc*, pétiole cotylédonaire; *gc*, gaine cotylédonaire; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

Dans cette espèce, l'assise pilifère n'acquiert pas de poils absorbants. Bien entendu, les surfaces du pétiole cotylédonaire, de la gaine et de la racine, s'exfolient et semblent ainsi ne former qu'une surface continue.

Le cotylédon, la première feuille (réduite à une gaine) et la seconde (ayant un limbe étalé) possèdent le même plan de symétrie, le plan de symétrie de la 3ᵉ feuille fait avec celui de la seconde un angle plus petit que 180°.

2. *Trachycarpus Martiana* Wendl.

Il présente, au point de vue de l'anatomie de l'embryon et de la morphologie externe de la germination, les mêmes caractères que l'espèce précédente. Le cotylédon arrive, à la fin, à remplacer complètement l'albumen et à prendre une forme qui rappelle la forme extérieure de la graine. En outre, chez le *T. Martiana*, la racine, la gaine cotylédonaire et la partie inférieure du pétiole cotylédonaire sont couverts de nombreux poils absorbants (*a*, fig. 30). Sur des germinations âgées d'un

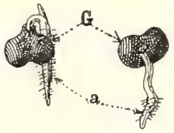


Fig. 30. — Germination du *Trachycarpus Martiana*. — G, graine. — Le pétiole et la gaine du cotylédon sont couverts de poils absorbants *a*. — 2/3 grandeur naturelle.

an. on observe des racines latérales assez nombreuses, d'un diamètre un peu inférieur à celui de la racine principale. Ce sont les premières racines latérales qui, ici, prennent un grand développement.

3. *Trachycarpus Fortunei* Wendl.

Cette espèce possède des poils absorbants, disposés comme ceux du *T. Martiana*, et les caractères morphologiques externes de sa germination ne diffèrent pas de ceux de cette dernière espèce.

§ 4. — **Corypha** L.

Corypha umbraculifera L.

La graine est ronde, à albumen non ruminé et contient un embryon ayant la forme d'un cylindre bas surmonté d'un cône très allongé. Il est recouvert, sauf au centre de l'extrémité radiculaire, d'un épiderme continu, dont les cellules sont peu allongées dans le sens radial. La plantule est droite et son axe

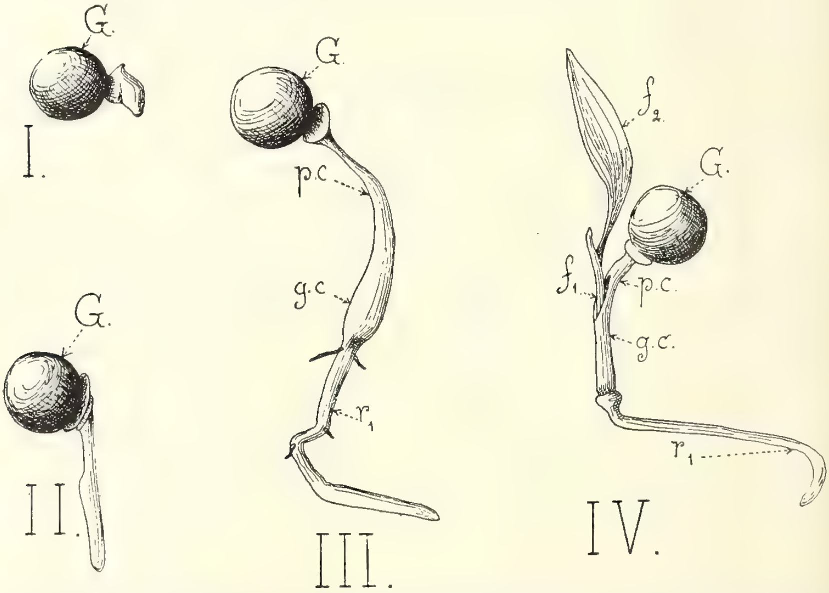


Fig. 31. — États successifs de la germination du *Corypha umbraculifera*. — G, graine; *p.c*, pétiole cotylédonaire; *g.c*, gaine cotylédonaire; f_1, f_2, feuilles successives; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

coïncide avec celui de l'embryon. Le cotylédon est formé en sa partie axiale d'éléments ayant la forme de ceux que nous avons toujours rencontrés jusqu'ici en de semblables endroits, mais dans les parties périphériques, trois ou quatre assises sous-épidermiques sont formées d'éléments plus petits et plus granuleux que les autres.

Le cotylédon est parcouru par des faisceaux composés de cellules n'ayant que leur allongement et leur étroitesse comme caractères de différenciation.

Au moment de la germination, le pétiole cotylédonaire s'allonge et forme, près de la graine, un renflement. A part ce détail, cette espèce germe comme un *Phœnix*.

Il y a production de racines latérales grêles à la base de la racine principale. Aucune de ces racines ne présente de poils absorbants (fig. 31).

Dans une germination âgée, on trouve des racines latérales nombreuses, et moins grosses que la première racine. La première feuille est réduite à une gaine. Enfin, lorsque la germination est très âgée, le pétiole et la gaine cotylédonaires se flétrissent et tombent.

§ 5. — **Licuala** Wurmb.

Licuala horrida Bl.
(*Licuala ramosa* Schult.).

L'embryon conique, très petit, est recouvert d'un épiderme assez allongé radialement, sauf à l'endroit du suspenseur qui est marqué par un groupe très visible de cellules à parois épaissies. Les cellules du cotylédon sont orientées en séries et l'organe est parcouru par des faisceaux rudimentaires qui, à sa base, sont au nombre de cinq, le troisième étant plus gros que les autres et se trouvant dans le plan de symétrie de l'organe. La plantule est droite, mais son axe ne coïncide pas avec celui du cotylédon (fig. 32).

La gemmule est située au fond d'une cavité communiquant avec l'extérieur par une fente disposée suivant la longueur de l'embryon. Comme toujours, cette fente, la cavité gemmulaire et la gemmule sont recouvertes par un épiderme qui est en continuité avec celui du cotylédon. La radicule est très peu différenciée.

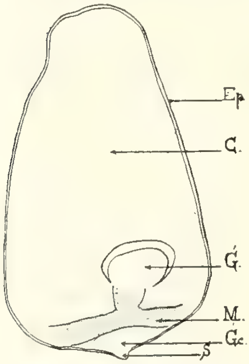


Fig. 32. — Coupe longitudinale schématique de l'embryon de *Licuala horrida.* — Ep, épiderme; C, cotylédon; G, gemmule; M, région en voie de différenciation qui donnera les diverses parties de la radicule; Gc, gaine radiculaire; S, suspenseur.

On distingue mal la limite de son cylindre central, d'ailleurs très peu visible, et il est impossible également, dans la région un peu plus externe, où des cloisonnements plus nombreux se sont produits, de différencier une écorce et une coiffe. La radicule est donc réduite, ici, à une région en voie de cloisonnement. Cette région s'étend presque jusqu'à l'épiderme dans ses parties latérales. Vis-à-vis de la pointe du futur cylindre central, elle est séparée de l'extérieur par un massif de cellules à parois épaissies et par la trace du suspenseur.

Je n'ai pu observer le développement de cette espèce, ni voir de jeunes germinations.

§ 6. — **Livistona** R. Br.

1. *Livistona australis* Mart.

A. *Embryon.* — La graine du *Livistona australis* est ronde, à albumen non ruminé, et contient un embryon cylindroconique, présentant un étranglement au-dessus de sa base (fig. 33). Cet embryon contient une plantule très petite, droite, mais placée un peu obliquement par rapport à l'axe de l'embryon (Pl. VII, fig. 1).

La gemmule possède déjà une feuille bien développée et se trouve placée dans une cavité communiquant avec l'extérieur par une fente extrêmement courte. Le cotylédon est formé, comme toujours, de cellules à section longitudinale polygonale ou rectangulaire, orientées en files et laissant entre elles, surtout vers le centre de l'organe, de petits méats. Ces cellules paraissent très turgescentes dans tout le cotylédon, sauf dans les régions voisines de l'étranglement, où leurs membranes sont plissées et où elles semblent pressées les unes contre les autres.

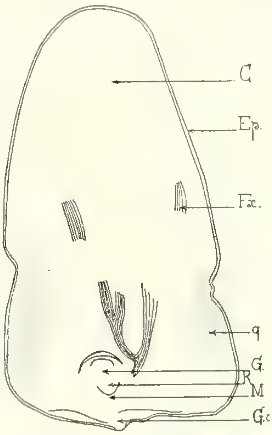


Fig. 33. — Coupe longitudinale schématique dans un embryon de *Livistona australis*. — C, cotylédon ; Ep, épiderme ; F*x*, faisceaux du cotylédon ; *q* (région grisée), portion de l'embryon paraissant comprimée ; G, gemmule ; R, cylindre central de la radicule ; M, écorce et coiffe de la radicule ; Gc, gaine radiculaire.

L'embryon est entouré d'un épiderme régulier, sauf dans une région peu étendue, située à l'extrémité radiculaire et qui correspond au suspenseur. Les cellules de cet épiderme sont très allongées radialement vers la partie supérieure du cotylédon, et beaucoup plus aplaties vers ses parties latérales.

La fente cotylédonaire, la cavité de la gemmule et la gemmule elle-même sont recouvertes d'un épiderme en continuité avec celui du cotylédon.

Le cotylédon est parcouru par des faisceaux très épais, mais dont les éléments ne manifestent pas encore d'autre différenciation qu'un allongement très marqué.

La radicule est très peu différenciée. Son cylindre central, seul bien visible, se compose d'un cône de parenchyme dont les éléments périphériques sont un peu allongés. La pointe de ce cylindre central est séparée de l'extérieur par une couche très épaisse de tissus. Ce sont d'abord des cellules abondamment cloisonnées, au milieu desquelles on peut déjà, d'après le sens des cloisonnements, pressentir une limite entre l'écorce et la coiffe, puis plus à l'extérieur, 4 à 6 assises de cellules à membranes radiales plissées et à membranes tangentielles étirées, qui sont en relation, vers les parties latérales de l'embryon, avec les cellules du cotylédon.

Ces quelques assises représentent la gaine radiculaire. Le tout est recouvert par l'épiderme, sauf à l'endroit, ici très petit, où s'attachait le suspenseur. Cet embryon se rapproche beaucoup, par ses caractères anatomiques, de ceux des *Chamærops* et des *Trachycarpus*.

B. *Morphologie de la germination.* — La germination du *Livistona australis* ressemble beaucoup, au point de vue morphologique, à celle du *Phœnix* (fig. 34). L'embryon s'allonge d'abord, puis grossit vers sa base, par suite du développement de la gemmule à l'intérieur de la gaine cotylédonaire. L'axe de cette gemmule ne coïncidant pas avec celui de l'embryon, elle sort latéralement par la fente cotylédonaire, au lieu de l'écarter d'abord comme cela se passe chez les *Phœnix*. La germination se présente ainsi avec un aspect un peu différent. Le cotylédon a la forme d'une cupule. Il arrive d'ailleurs, comme toujours, à prendre la place occupée avant lui par l'albumen.

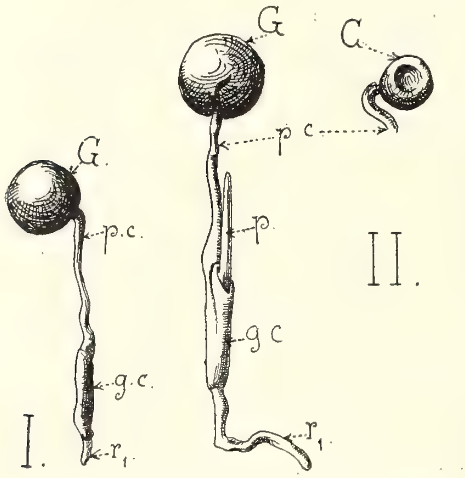


Fig. 34. — Deux états successifs de la germination du *Livistona australis*. — G, graine ; C, cotylédon ; *p.c*, pétiole cotylédonaire ; *g.c*, gaine cotylédonaire ; *p*, gemmule ; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

La première feuille végétative est réduite à une gaine, la seconde a un limbe étalé.

Il se développe, à la base de la racine, quelques racines latérales grêles et éphémères. Sur une germination âgée de quatorze mois j'ai observé la formation d'une nouvelle racine latérale, plus grosse que la première, et destinée à assumer à son tour le rôle de racine principale.

C. *Étude anatomique du développement.* — Le pétiole cotylédonaire s'allonge grâce aux cloisonnements répétés de ses cellules, dont les cellules filles s'allongent à leur tour. Les parties latérales de l'embryon, que nous avions vues comme comprimées, deviennent turgescentes dès leur sortie de la graine, de sorte que, au début de la germination, la base de l'embryon se renfle tout de suite en massue. Pendant que la tête de cette massue est enfoncée dans le sol, l'épiderme s'exfolie et la radicule se forme exactement comme nous avons vu se former celle du *Phœnix canariensis*. Lorsque l'allongement externe du pétiole cotylédonaire est terminé, la gemmule et la radicule se développent pour donner la jeune plante, mais, ici, les cellules qui forment la partie la plus inférieure du pétiole cotylédonaire n'ont pas atteint leur développement maximum lorsque la gemmule se développe. Ceci explique qu'ils puissent proliférer légèrement autour de sa base.

2. *Livistona chinensis* Mart.
(*Livistona mauritiana* Wall. — *Latania Borbonica* Hort.)

A. *Embryon*. — Il est de forme conique et recouvert d'un épiderme très allongé radialement.

Il est formé de files de cellules peu allongées dans le sens de la longueur des files, et au milieu desquelles passent les jeunes faisceaux. Ceux-ci sont disposés sur deux cercles dans la partie supérieure de l'embryon ; un cercle externe presque au-dessous de l'épiderme, et un cercle interne serré autour de l'axe de l'organe. A mesure que l'on descend, le cercle externe s'enfonce à l'intérieur, le cercle interne au contraire s'élargit, le nombre des faisceaux diminue et ils finissent par former un seul cercle autour de la gemmule.

Il n'existe pas, dans cette espèce, de fente cotylédonaire.

La plantule est droite, mais située obliquement par rapport à l'axe de l'embryon, et dans une position excentrique ; elle est de très petite taille.

La gemmule se compose de deux feuilles, la radicule est réduite à un cône d'éléments un peu plus allongés (cylindre central) séparé de l'extérieur par une région en voie de cloisonnement, en rapport avec une gaine radiculaire.

B. *Germination*. — Au point de vue morphologique, la germination de cette espèce ressemble beaucoup à celle du *Phœnix canariensis*, mais elle s'en écarte par deux particularités (fig. 35). En premier lieu, le pétiole cotylédonaire se renfle dans ses parties qui sont voisines de la graine, et en second lieu les bords de la fente produite par la sortie du bourgeon prolifèrent un peu, s'exhaussant et entourant la base du bourgeon. La radicule reste longtemps la racine principale, mais elle est plus tard accompagnée de racines latérales aussi grosses ou plus grosses qu'elle-même, comme cela a lieu chez les *Phœnix*.

Le cotylédon épouse la forme de la cavité interne de la graine et la première feuille végétative est réduite à une gaine.

Au point de vue anatomique, le pétiole cotylédonaire s'allonge d'abord, comme cela se passe chez les *Phœnix*, mais les cellules de sa partie la plus inférieure n'atteignent pas rapidement, comme cela a lieu dans cette espèce, leur allongement maximum. Il en résulte que, lorsque le bourgeon s'accroît, les cellules de la gaine qui l'entoure peuvent encore se cloisonner et c'est ainsi que cette gaine prolifère autour du bourgeon.

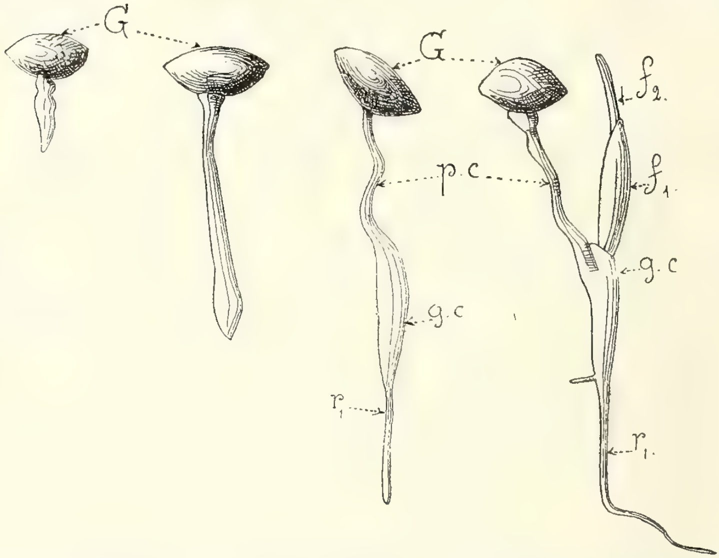


Fig. 35. — Germination du *Livistona chinensis*. — G, graine; *p.c*, pétiole cotylédonaire; *g.c*, gaine cotylédonaire; f_1, f_2, feuilles successives; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

Le développement de la racine et l'accroissement en volume de l'extrémité radiculaire de l'embryon se font ici absolument comme chez les *Phœnix*.

3. *Livistona altissima* Zoll.

L'embryon et les phénomènes morphologiques de la germination ont donné lieu aux mêmes observations que chez le *Livistona chinensis*.

§ 7. — **Pritchardia** Seem et Wendl.
S. g. **Washingtonia** Wendl.

Washingtonia robusta H. Wendl.

A. *Embryon.* — La graine est ronde et l'embryon, qui se trouve placé près du point d'attache, a la forme d'un cône allongé. Il est formé de cellules bien sériées, polygonales, et contient une plantule courbe (fig. 36). Il est parcouru par des faisceaux, comme toujours rudimentaires, qui, nombreux à la partie supérieure du cotylédon, se réunissent fréquemment deux par deux à mesure que l'on descend vers sa base. Un peu au-dessus de la gemmule, ils ne sont plus qu'au nombre de quatre. L'assise épidermique du cotylédon est très bien développée et les éléments en sont, surtout vers la pointe du cotylédon, fortement allongés vers le haut. L'assise sous-épidermique présente également des caractères particuliers. Elle est formée d'éléments plus petits que ceux du centre du cotylédon, et alternant assez régulièrement avec ceux de l'épiderme. Toutes les cellules du cotylédon sont à angles mousses et laissent entre elles des méats. La gemmule est située au fond d'une cavité communiquant avec l'extérieur par une fente recouverte par l'épiderme du cotylédon, celui-ci se trouvant en continuité avec celui de la gemmule. Le bourgeon gemmulaire se compose de deux feuilles. La radicule (fig. 37) comprend un cylindre central nettement délimité, une écorce et une coiffe confondues, le tout séparé de l'extérieur par quelques assises de cellules qui ne se sont pas cloisonnées et qui forment, avec l'épiderme, la gaine radiculaire. L'épiderme est remplacé, vis-à-vis de la pointe de la radicule, par des cellules à parois plus épaissies provenant du suspenseur.

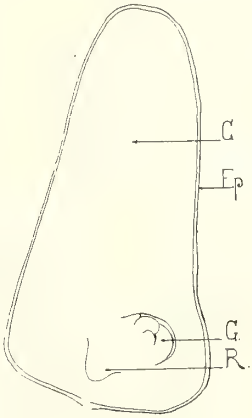


Fig. 36. — Coupe longitudinale schématique dans l'embryon du *Washingtonia robusta* ; C, cotylédon ; E*p*, épiderme du cotylédon ; G, gemmule ; R, cylindre central de la radicule.

B. *Germination.* — Au moment de la germination (fig. 38), le pétiole cotylédonaire s'allonge légèrement, puis la plantule se développe, la radicule et le bourgeon en même temps.

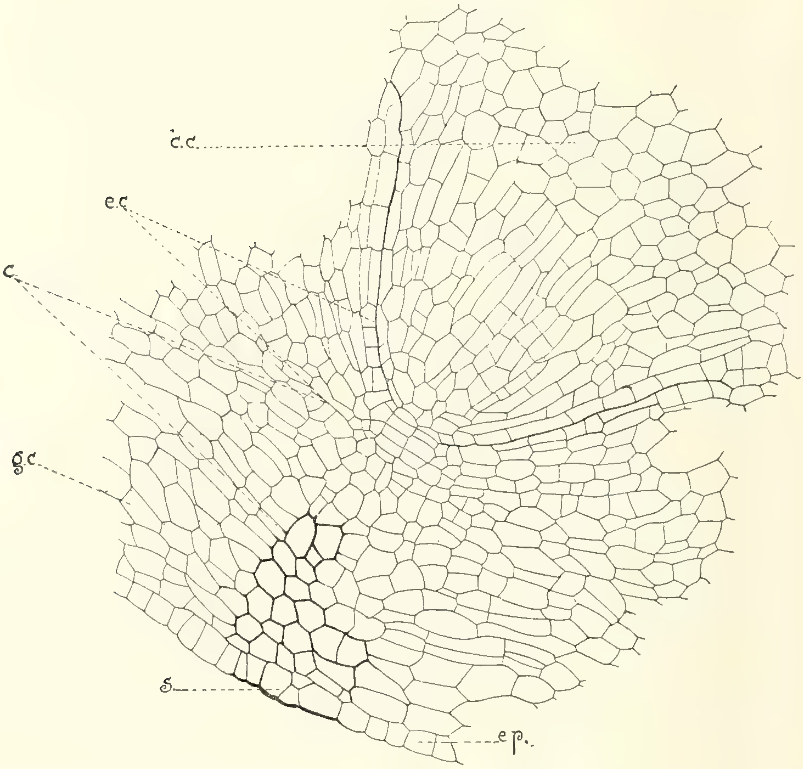


Fig. 37. — Extrémité radiculaire de l'embryon de *Washingtonia robusta* (coupe longitudinale). — *c.c*, cylindre central de la radicule; *e.c*, écorce de la radicule; *c*, coiffe; *g.c*, gaine radiculaire; *e.p*, épiderme; *s*, trace du suspenseur. Gr. 225.

Celui-ci se développe absolument comme le bourgeon d'un *Sabal*. La première racine s'accompagne de quelques racines latérales grêles à la base, puis se couvre de radicelles. Elle reste longtemps la principale, mais lorsque plusieurs feuilles se sont déjà développées, naît une nouvelle racine latérale, d'une grosseur double de la première racine, et qui arrive à jouer à son tour le rôle de racine principale (fig. 39). La première feuille végétative est réduite à une gaine, entourée par la ligule formée par la prolifération de la gaine cotylédonaire. Le cotylédon est globuleux. Enfin le tronc s'épaissit uniformément à sa base, et non d'une façon unilatérale comme chez les Sabal.

§ 8. — **Brahea** Mart.

Brahea filamentosa Hort.

Tout ce qui a été dit sur la structure de l'embryon et la morphologie de la germination des *Washingtonia* peut s'appliquer au *Brahea filamentosa*. Il était intéressant de rechercher, sur une espèce dont le cotylédon présente une assise sous-épidermique aussi marquée, comment s'accroît cet organe. Nous donnons (Pl. VII) des photographies du cotylédon prises dans l'embryon et dans l'organe développé, à des hauteurs comparables. Le nombre des assises comprises entre l'épiderme et les faisceaux est resté absolument le même, ce qui exclut toute idée d'une croissance due au fonctionnement de l'assise sous-épidermique.

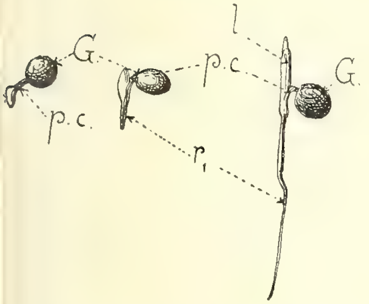


Fig. 38. — États successifs d'une germination de *Washingtonia robusta*. — G, graine; *p.c*, pétiole cotylédonaire; *l*, ligule; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

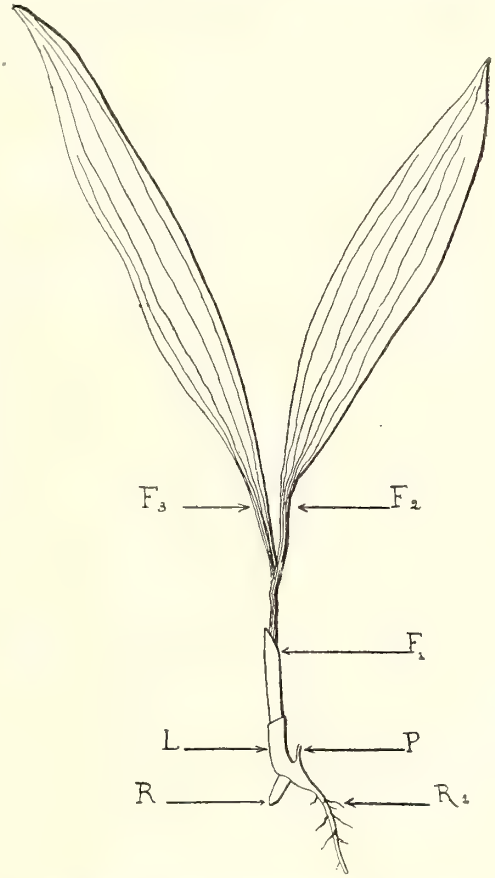


Fig. 39. — Germination âgée de *Washingtonia robusta*. — F_1, F_2, F_3, feuilles successives; L, ligule; P, pétiole cotylédonaire; R_1, première racine; R, racine latérale qui va jouer le rôle de racine principale. — 2/3 grandeur naturelle.

Par contre, les dimensions des éléments ont augmenté dans de très grandes proportions.

§ 9. — **Sabal** Adans.

Sabal Adansonii Guerns (*Sabal minor* Pers.),
et *Sabal Palmetto* R. et S.

J'ai fait sur la morphologie de germination de ces espèces, des observations analogues à celles qui ont été rapportées à propos du *S. umbraculifera.*

§ 10. — **Latania** Comm.

1. *Latania Commersonii* Mart.

A. *Embryon.* — Situé à une extrémité de la graine, il est conique et de grandes dimensions (hauteur : 5^{mm}, largeur de la base : $2^{mm},5$), mais composé de cellules aussi petites que celles des petits embryons. Il est entouré d'un épiderme très régulier sauf à l'extrémité radiculaire, où l'on distingue fort bien la trace du suspenseur. La plantule est droite et sa structure rappelle, d'une façon absolue, celle d'une plantule de *Phœnix*. Elle est de petites dimensions par rapport à la grosseur de l'embryon, sa grosseur est voisine de celle d'une plantule de *Phœnix canariensis.*

B. *Germination.* — Elle se passe morphologiquement comme celle du Dattier, avec cette différence que les dimensions des organes sont bien plus considérables (fig. 40).

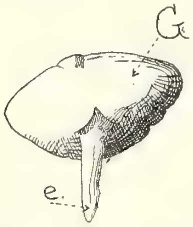


Fig. 40. — Jeune germination de *Latania Commersonii.* — G, graine ; *e*, embryon germant. — 2/3 grandeur naturelle.

2. *Latania Verschaffeltii* Sem.

L'embryon possède la même structure que celui du *L. Commersonii.*

3. *Latania Loddigesii*, Mart.

L'embryon a la même structure que ceux des deux espèces précédentes.

§ 11. — **Borassus** L.

Borassus flabelliformis L.

A. *Embryon.* — L'embryon est de très grandes dimensions (1 cent. 1/2 de long environ). Il est situé près du point d'attache de la graine. Il est composé de cellules petites et contient une plantule droite, dont la différenciation rappelle celle de la plantule des *Phœnix*.

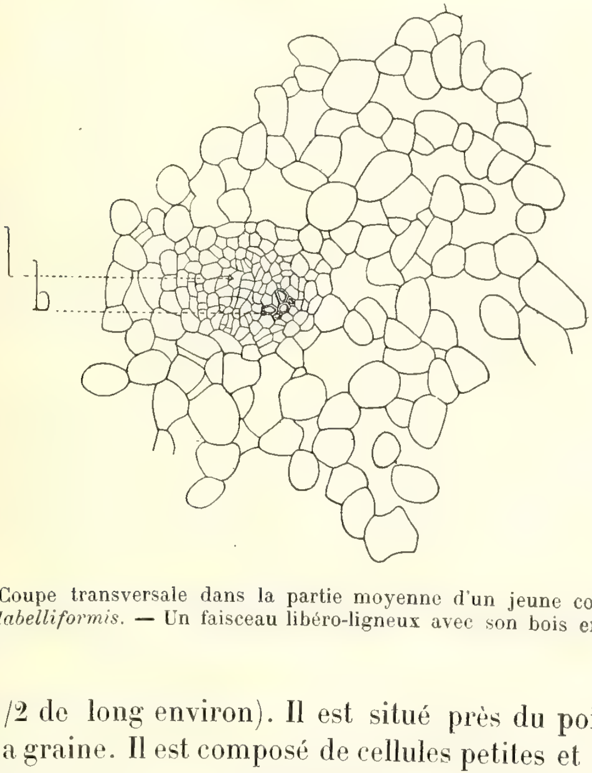


Fig. 41. — Coupe transversale dans la partie moyenne d'un jeune cotylédon de *Borassus flabelliformis*. — Un faisceau libéro-ligneux avec son bois en *b* et son liber en *l*.

B. *Germination.* — Toutes proportions gardées, la germination présente les mêmes caractères que celle d'un *Phœnix*. La première racine reste la principale.

Le cotylédon s'accroît énormément, devient globuleux. Les cellules, après avoir pris un grand accroissement, se séparent les unes des autres et forment des trabécules, qui donnent au cotylédon un aspect spongieux (fig. 42 et 43).

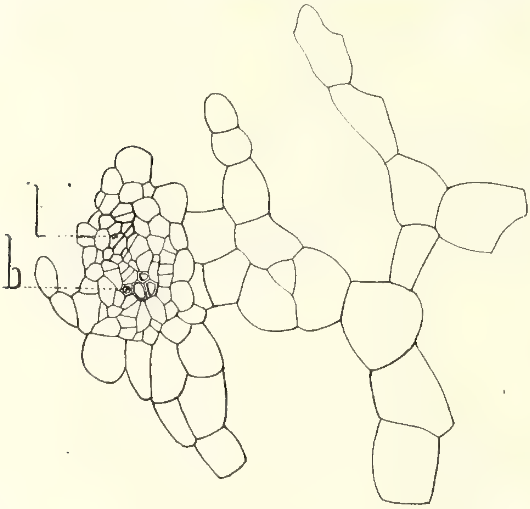


Fig. 42. — Coupe transversale dans la partie moyenne d'un cotylédon âgé de *Borassus flabelliformis*. — *b*, bois d'un faisceau libéro-ligneux ; *l*, liber du même.

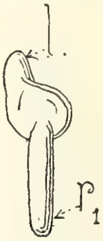


Fig. 43. — Partie externe d'une très jeune germination de *Raphia Ruffia*. — *l*, ligule en voie de développement ; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

§ 12. — **Raphia** P. de B.

Raphia Ruffia Mart.

Cette espèce germe en produisant, tout contre la graine, un bourrelet duquel émergent d'abord la radicule, puis la gemmule qui se développe au début au-dessous d'une gaine qui prolifère autour d'elle (fig. 43).

§ 13. — **Calamus** L.

1. *Calamus cinnamomeus* (1).

A. *Embryon*. — L'embryon a la forme d'un cylindre. Sa partie cotylédonaire est formée par des éléments assez grands, polyédriques, laissant entre eux des méats. Il est recouvert d'un épiderme à cellules peu allongées radialement, laissant à l'extrémité radiculaire de l'embryon une petite place occupée par la trace du suspenseur, réduite à quelques cellules à parois épaissies (Pl. IX, fig. 1).

La plantule est courbe, la gemmule comporte deux feuilles et la radicule n'a que son cylindre central qui soit différencié. Elle est séparée de l'extérieur par une grande épaisseur de parenchyme, au milieu duquel il est impossible de distinguer une orientation qui puisse faire prévoir la place qu'occuperont plus tard l'écorce et la coiffe. Le cotylédon est parcouru par un système vasculaire rudimentaire qui paraît très réduit.

---

(1) Graines reçues sous ce nom du Jardin botanique de Buitenzorg.

B. *Germination.* — Le pétiole cotylédonaire s'allonge et il se forme, tout contre la graine, un bourrelet, absolument comme chez l'*Archontophœnix* (fig. 44). De ce bourrelet s'échappe bientôt la première racine pendant que, du côté opposé, il forme une émergence géotropiquement négative.

A l'intérieur de cette émergence se développe le bourgeon, qui sort plus tard et se trouve aussi entouré d'une ligule. Il se produit des racines latérales dont la grosseur est voisine de celle de la première racine. Le bourgeon se développe, toujours entouré de la ligule qui, pendant un temps assez long, continue encore à proliférer autour de lui. La première feuille végétative est réduite à une gaine, la seconde possède un limbe découpé.

Les racines n'ont pas de poils absorbants, mais de nombreuses radicelles.

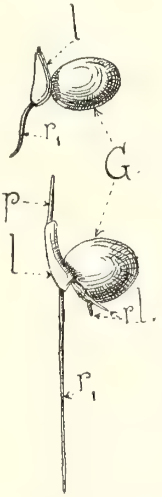


Fig. 44. — Deux états successifs d'une germination de *Calamus cinnamomeus.* — G, graine ; *p*, gemmule ; *l*, ligule ; r_1, première racine ; *r.l.* racines latérales. — 2/3 grandeur naturelle.

Au point de vue anatomique, la germination débute par l'allongement du pétiole cotylédonaire, qui se produit comme chez l'*Archontophœnix*. Il en est de même de l'expansion en bourrelet, à l'extérieur de la graine, de l'extrémité radiculaire de l'embryon. La plantule se différencie dans ce bourrelet, la radicule notamment acquiert ici une différenciation complète en cylindre central, écorce, assise pilifère et coiffe séparés de l'extérieur par une gaine radiculaire (fig. 45). L'embryon du *Calamus cinnamomeus*, à ce stade de son développement (Pl. IX, fig. 2), présente une frappante analogie avec un embryon de Graminée.

Le cotylédon, globuleux, se cloisonne activement, son assise sous-épidermique, bien distincte, se divise, de même que l'épiderme, par des cloisons radiales.

La gaine cotylédonaire se développe activement autour du bourgeon, ses éléments se comportent absolument comme ceux du pétiole cotylédonaire au moment de sa croissance. Le bourgeon sort plus tard par la fente cotylédonaire, la ligule continuant à croître, puis s'étirant et finissant par tomber lorsque le cotylédon est déjà flétri depuis longtemps.

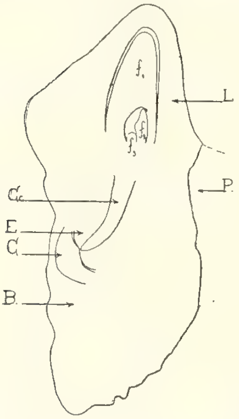


Fig. 45. — Coupe longitudinale dans le bourrelet cotylédonaire d'une très jeune germination de *Calamus cinnamomeus*. — P, pétiole cotylédonaire caché par la graine; L, ligule ; f_1, f_2, f_3, feuilles successives; Cc, cylindre central de la radicule; E, écorce et assise pilifère; C, coiffe; B, bourrelet cotylédonaire et gaine radiculaire.

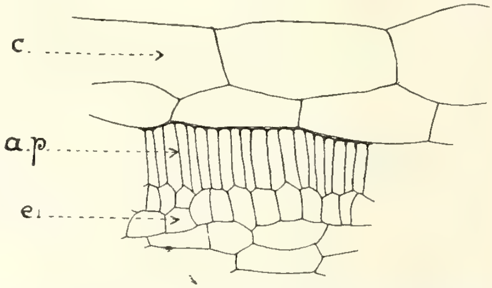


Fig. 46. — Coupe transversale dans une jeune racine de *Calamus cinnamomeus*. Gr. 347. — *c*, coiffe; *a.p*, assise pilifère; *e*, écorce.

La première racine, lorsqu'elle est jeune, possède un point végétatif qui rappelle celui d'une jeune racine d'*Archontophœnix*, l'assise pilifère partant du sommet végétatif même. Cette assise pilifère est composée d'éléments extraordinairement allongés dans le sens radial, et dont les parois externes sont légèrement épaissies (fig. 46).

2. *Calamus sp.* (Sikkim).

L'embryon a une structure très voisine de celui du *C. cinnamomeus*. La seule différence à noter est que la pointe du cylindre central se trouve beaucoup plus près de l'extérieur

(Pl. VIII, fig. 2). La germination se passe, à tous points de vue, comme celle de l'espèce précédente (fig. 48). La radicule se différencie complètement à l'intérieur du bourrelet cotylédonaire, comme cela a lieu chez le *C. cinnamomeus* et il est même visible qu'ici la gaine radiculaire est non seulement déchirée, mais même en partie digérée.

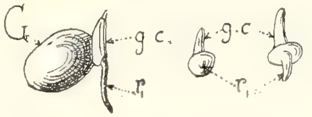


Fig. 47. — Germination d'un *Calamus* (*Cal. sp.* Sikkim). — A droite, partie externe de très jeunes germinations ; à gauche, germination plus avancée ; G, graine ; *g.c*, gaine cotylédonaire (ligule) ; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

3. *Calamus sp.* (Timor).

Cette espèce possède un embryon plus petit, mais présente les mêmes caractères que le *C. cinnamomeus*.

4. *Calamus Payakombo* (1).

Cette espèce, par les caractères de son embryon, se rapproche du *Calamus sp.* de Sikkim, que nous avons étudié un peu plus haut.

Sur cette espèce, il m'a été possible de voir la naissance d'une racine latérale, qui s'échappe à l'extérieur en digérant le tissu qui l'en sépare.

5. *Calamus melanochætes* Wendl.
(*Dœmonorops melanochætes* Bl.).

Dans l'embryon, la pointe du cylindre central de la radicule est séparée de l'extérieur par une grande épaisseur de tissus.

§ 14. — **Caryota** L.

1. *Caryota urens* L.

A. *Embryon.* — L'embryon est conique et entouré d'un épiderme à cellules peu allongées radialement.

La plantule est droite, de petite taille, et très éloignée de l'extrémité radiculaire de l'embryon, où l'on retrouve facilement la trace du suspenseur. L'axe de la plantule coïncide absolument avec celui de l'ensemble de l'embryon.

---

(1) Graines reçues sous ce nom du Jardin botanique de Buitenzorg.

La gemmule se compose de deux feuilles et la radicule comprend un cylindre central assez bien délimité, et une écorce et une coiffe encore confondues, le tout recouvert par une gaine radiculaire. La région où se font les cloisonnements qui vont donner la radicule n'intéresse pas, comme chez les *Phœnix*, presque toute la largeur de l'embryon.

B. *Germination.* — Elle se passe comme celle du Dattier, avec cette restriction que le pétiole cotylédonaire se renfle légèrement tout contre la graine.

La première racine reste longtemps la principale.

2. *Caryota sobolifera* Wall.

Cette espèce, dont l'embryon n'a pas été étudié, germe comme la précédente.

§ 15. — **Arenga** Labill.

Arenga saccharifera Labill.
(*Saguerus saccharifer* Bl.).

Au point de vue morphologique, la germination de cette espèce présente les mêmes caractères que la germination des espèces de *Caryota* que nous venons d'examiner. L'embryon n'a pas été étudié.

§ 16. — **Hyophorbe** Gärtn.

Hyophorbe amaricaulis Mart.

L'embryon est grand, recouvert de cellules épidermiques peu allongées radialement.

La plantule est courbe.

§ 17. — **Dypsis** Noronh.

Dypsis madagascariensis (1).

A. *Embryon.* — L'embryon est petit, conique, l'épiderme peu allongé dans le sens radial. La plantule est courbe ; la gemmule se compose de deux feuilles. La radicule, comprenant un cylindre central bien délimité, une coiffe et une écorce presque confondues, est séparée de l'extérieur par une gaine radiculaire formée de deux ou trois assises de cellules et de l'épiderme, interrompu vis-à-vis de la pointe de la radicule par la trace, très visible, du suspenseur.

---

(1) Graines reçues sous ce nom du Jardin botanique de Peradenyia.

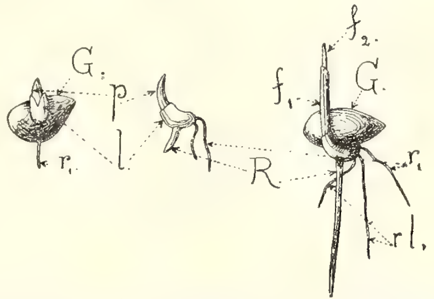


Fig. 48. — États successifs d'une germination de *Dypsis madagascariensis*. — G, graine; *p*, gemmule; f_1, f_2, feuilles successives; *l*, ligule; r_1, première racine; *r.l*, racines latérales; R, racine latérale jouant le rôle de racine principale. — 2/3 grandeur naturelle.

A la base de l'embryon se trouvent de nombreuses cellules, plus grandes que les autres, et contenant des raphides.

B. *Germination.* — Morphologiquement parlant, elle ressemble tout à fait à celle de l'*Archontophœnix Cunninghamiana* (fig. 48). Les deux premières feuilles végétatives sont réduites à des gaines. La troisième possède un limbe étalé. La radicule et les premières racines latérates restent grêles; le rôle de racine principale est joué par une racine latérale beaucoup plus grosse que les autres. Le cotylédon prend la même forme que la graine, dont il emplit à la fin toute la cavité.

§ 18. — **Oreodoxa** Willd.

1. *Oreodoxa regia* H. B. K.

A. *Embryon.* — L'embryon est conique et son extrémité légèrement courbe. Il est recouvert d'un épiderme peu allongé radialement et parcouru par des faisceaux rudimentaires, qui, un peu au-dessus de la gemmule, ne sont plus qu'au nombre de deux.

La plantule est courbe et sa différenciation rappelle celle d'une plantule d'*Archontophœnix*.

La gemmule est située au fond d'une cavité reliée à l'extérieur par une fente, le tout étant recouvert par un épiderme en continuité avec celui du cotylédon.

B. *Germination.* — C'est une germination admotive, qui se distingue de celles que nous avons vues jusqu'ici par ce fait que la première racine reste la principale. Elle est accompagnée, à sa base, de quelques racines latérales grêles et porte de nombreuses radicelles.

Les deux premières feuilles végétatives sont réduites à des gaines, la troisième présente un limbe étalé et divisé en deux lanières.

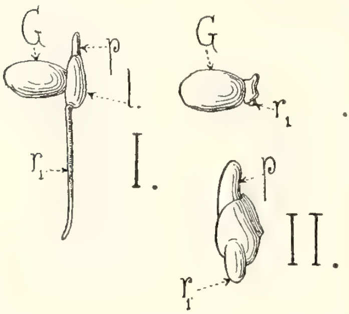


Fig. 49. — I. Deux états successifs d'une germination d'*Oreodoxa oleracea*. — II. Jeune germination du même, très grossie ; G, graine ; *p*, gemmule ; *l*, ligule ; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

2. *Oreodoxa oleracea* Mart.

La germination présente les mêmes caractères morphologiques que ceux de l'espèce précédente (fig. 49).

§ 19. — **Howea** Becc.

Howea Forsteriana Becc.
(*Grisebachia Forsteriana* W. et Dr.)

Cette espèce germe en présentant des caractères morphologiques identiques à ceux des *Dypsis*.

§ 20. — **Calyptrocalyx** Bl.

Calyptrocalyx spicatus Bl.

A. *Embryon.* — L'embryon, conique, est de grande taille. Il est recouvert d'un épiderme à éléments allongés tangentiellement. La plantule est extrêmement courbe, l'axe de la gemmule et celui de la radicule font entre eux un angle plus petit que 90° et sont tournés tous les deux vers la base du cône embryonnaire, dans laquelle se trouve également la fente cotylédonaire.

La radicule est différenciée en un cylindre central distinct, une écorce et une coiffe difficilement séparables l'une de l'autre, et une gaine radiculaire formée de trois ou quatre assises de cellules. La gemmule se compose de trois feuilles.

B. *Germination.* — Au début de la germination, il se produit contre la graine un bourrelet d'où émergent successivement la radicule et la gemmule, entourée d'une gaine qui prolifère pour la suivre dans son accroissement (fig. 50).

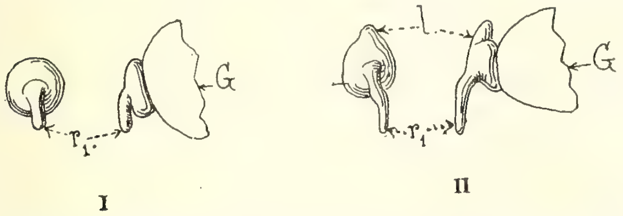


Fig. 50. — Deux états successifs d'une jeune germination de *Calyptrocalyx spicatus*. — G, graine; r_1, première racine; *l*, ligule en voie de formation. — Grandeur naturelle.

§ 21. — **Nephrosperma** Balf.

Nephrosperma Van Houtteana Balf.

L'embryon est un cône à arêtes peu inclinées sur la base. Il est recouvert d'un épiderme dont les éléments sont peu allongés radialement; ils sont même allongés tangentiellement vers la partie moyenne de l'embryon. Cet épiderme recouvre, comme toujours, la fente cotylédonaire et la cavité gemmulaire.

La plantule est courbe. La gemmule se compose de deux feuilles et la radicule est extrêmement peu différenciée. La trace du suspenseur est bien visible à l'extrémité radiculaire de l'embryon.

Le cotylédon est parcouru par des faisceaux peu différenciés qui semblent, au-dessus de la plantule, se réduire au nombre de deux.

La germination n'a pas pu être observée.

§ 22. — **Verschaffeltia** Wendl.

Verschaffeltia splendida Wendl.

L'embryon est conique et contient une plantule courbe, mieux différenciée que celle du *Nephrosperma*.

§ 23. — **Kentia** Bl.

Kentia Marcarthuri (1).

L'embryon est conique et recouvert d'un épiderme peu allongé radialement. Il est parcouru par des faisceaux peu nombreux et peu différenciés. La plantule est courbe. La germination est admotive.

La première feuille végétative est une gaine.

§ 24. — **Ptychosperma** Labill.

Ptychosperma angustifolia Bl.

L'embryon est conique, assez allongé, recouvert d'un épiderme à éléments peu allongés radialement.

La plantule est courbe et peu différenciée, le cotylédon ne semble pas être riche en faisceaux.

La germination est admotive, les deux premières feuilles sont réduites à des gaines. La première racine est bientôt accompagnée de racines latérales, qui lui sont égales en diamètre, et ne se développent pas plus qu'elle.

§ 25. — **Dictyosperma** W. et Dr.

Dictyosperma album W. et Dr.

A. *Embryon.* — L'embryon est conique, recouvert d'un épiderme à éléments très allongés radialement.

La plantule est courbe; la gemmule se compose de trois feuilles, la radicule est assez bien développée. Le cylindre central est bien différencié, la coiffe et l'écorce sont presque confondues, et on peut distinguer à l'extérieur de tout ceci une gaine radiculaire formée de quelques assises de cellules et de l'épiderme interrompu par le reste du suspenseur. Vers la base, l'embryon contient des cellules à raphides.

---

(1) Graines reçues sous ce nom du Jardin botanique de Buitenzerg.

B. *Germination.* — Germination admotive se produisant comme celle de l'*Archontophœnix Cunninghamiana.* La première racine est, comme dans l'espèce précédente, accompagnée de racines latérales aussi grosses qu'elle-même.

Toutes persistent et se couvrent de nombreuses radicelles.

Les deux premières feuilles végétatives sont réduites à des gaines. La troisième possède un limbe étalé et divisé en deux.

§ 26. — **Archontophœnix** W. et Dr.

Archontophœnix Alexandræ W. et Dr.

Cette espèce, étudiée avec le plus grand soin, a présenté, à tous les points de vue, les mêmes caractères que l'*Archontophœnix Cunninghamiana.*

§ 27. — **Pinanga** Bl.

1. *Pinanga patula* Bl.
(*Seaforthia patula* Mart.)

A. *Embryon.* — L'embryon est conique et recouvert d'un épiderme peu allongé radialement. Il se compose de cellules plus grandes et moins nombreuses que l'embryon d'un *Archontophœnix* et paraît assez pauvre en faisceaux (Pl. X, fig. 1).

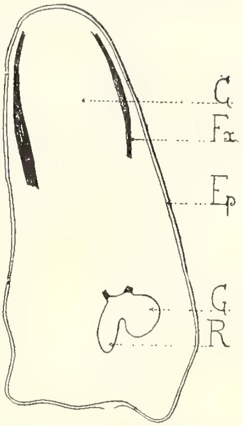


Fig. 51. — Coupe longitudinale schématique d'un embryon de *Pinanga patula.* — *c*, cotylédon ; G, gemmule ; F*x*, faisceaux ; R, cylindre central de la radicule ; E*p*, épiderme.

La plantule est fortement courbée ; la gemmule, située au-dessous de la fente cotylédonaire, se compose de deux feuilles (fig. 51-52). La radicule ne possède, comme tissu différencié, que son cylindre central. Vers la pointe de celui-ci, située assez profondément, quelques cloisonnements font prévoir les divisions ultérieures qui donneront la coiffe et le cylindre central. La trace du suspenseur est très visible sur l'embryon. Vers la base du cône mbryonnaire se trouvent de nombreuses cellules à raphides.

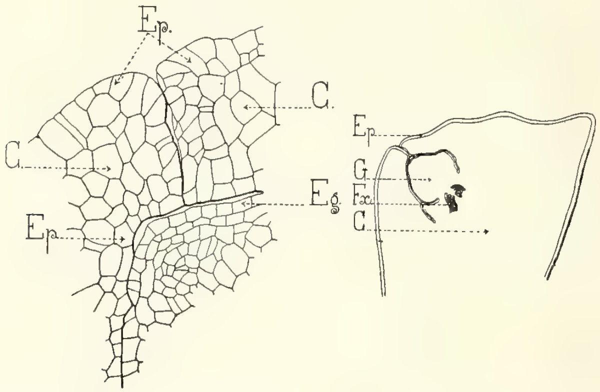


Fig. 52. — Fente cotylédonaire du *Pinanga patula*. A droite, coupe schématique de la base de l'embryon ; à gauche, la même grossie. — G, gemmule ; E*g*, épiderme de la gemmule ; F*x*, faisceaux ; *c*, cotylédon ; E*p*, épiderme du cotylédon.

B. *Germination*. — Au point de vue morphologique, elle se passe comme celle des *Archontophœnix* (fig. 53). La première racine s'accompagne également de racines latérales grêles et tout ce système radiculaire est bientôt remplacé par une nouvelle racine latérale, poussant dans le prolongement de la gemmule et jouant le rôle de racine principale.

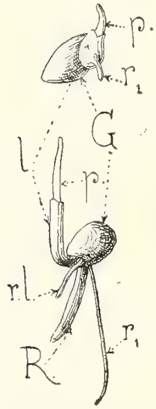


Fig. 53. — Deux états successifs d'une germination de *Pinanga patula*. — G, graine ; r_1, première racine ; *p*, gemmule ; *r.l*, racines latérales ; *l*, ligule ; R, racine latérale jouant le rôle de racine principale. — 2/3 grandeur naturelle.

Au point de vue anatomique, le pétiole cotylédonaire s'allonge le premier, portant au dehors l'extrémité radiculaire de l'embryon, qui se renfle en un bourrelet. La radicule acquiert une différenciation complète à l'intérieur de ce bourrelet et on la voit même, au moment où elle se développe, digérer la gaine radiculaire qui la sépare de l'extérieur.

Ceci est corroboré par ce fait que, lorsque la radicule est déjà développée, il est possible, partant de son point végétatif, de suivre, à l'intérieur du bourrelet cotylédonaire et jusqu'à la base de la radicule, son assise pilifère et son écorce, alors que, dans l'*Archontophœnix* ces tissus disparaissaient dès leur entrée dans le bourrelet où ils se trouvaient en concordance avec des files de cellules du cotylédon. Cette concordance est remplacée ici par une séparation complète.

La gemmule se développe également dans le bourrelet cotylédonaire, qui prolifère autour d'elle.

2. *Pinanga Kuhlii* Bl.
(*Seaforthia Kuhlii* Mart.)

Mêmes caractères, à tous points de vue, que l'espèce précédente (Pl. X, fig. 2).

§ 28. — **Areca L.**

1. *Areca Catechu* L.

L'embryon, très volumineux, est conique, composé de cellules petites et nombreuses. Il est recouvert d'un épiderme peu allongé radialement. Le cotylédon est parcouru par plusieurs cercles de faisceaux. La plantule est très courbe ; la gemmule, composée de deux feuilles, se trouve placée vis-à-vis de la fente cotylédonaire, celle-ci s'ouvrant à la base de l'embryon (fig. 54). La radicule possède un cylindre central, courbe et bien délimité, mais la coiffe et l'écorce ne sont pas

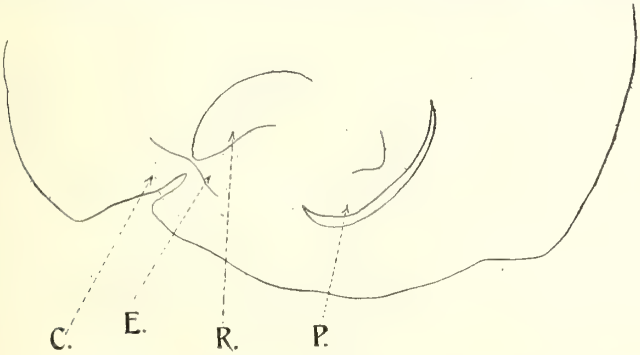


Fig. 54. — Coupe longitudinale schématique de l'extrémité radiculaire d'un embryon d'*Areca Catechu* L. — P, gemmule ; R, cyl. central de la radicule ; C, coiffe et gaine radiculaire.

encore différenciées. Sur le côté de la pointe de la radicule, peu distante de l'extérieur, l'embryon présente un repli très marqué. Enfin on trouve, répandues dans tout l'embryon, de nombreuses cellules à raphides.

2. *Areca triandra* Roxb.

A. *Embryon.* — L'embryon est conique et entouré d'un épiderme peu allongé radialement (Pl. XI, fig. 1).

Le cotylédon est formé de files de cellules polyédriques, allongées dans le sens de la longueur des files, et il est parcouru par de nombreux jeunes faisceaux. La plantule est très courbe; la gemmule se compose de trois feuilles, la radicule ne se compose que du cylindre central, les tissus qui séparent la pointe de celui-ci de l'intérieur n'étant pas différenciés. La trace du suspendeur est peu visible.

B. *Germination.* — Germination admotive rappelant celle des *Archonthophœnix.* La première racine reste longtemps la principale, elle s'accompagne ensuite de racines latérales de plus en plus grosses qui jouent successivement le rôle de racine principale.

Les deux premières feuilles végétatives sont réduites à des gaines.

Au point de vue anatomique, la germination débute par l'allongement du pétiole cotylédonaire. Il y a ensuite formation d'un bourrelet contre la graine et différenciation, à l'intérieur de ce bourrelet, de la radicule et du bourgeon. La radicule acquiert une différenciation absolument complète en cylindre central, écorce et coiffe à l'intérieur du bourrelet. Elle est recouverte par deux ou trois assises représentant la gaine radiculaire.

Le bourgeon se développe au-dessous de la gaine qui lui est formée par le bourrelet et qui prolifère autour de lui, lui formant une ligule.

3. *Areca rubra* Bory.
(*Acanthophœnix rubra* Wendl).

A. *Embryon.* — L'embryon, conique et allongé, est recouvert d'un épiderme peu allongé radialement. Il est formé de files de cellules longues disposées suivant sa longueur, au milieu desquelles se trouvent des faisceaux rudimentaires, paraissant, au-dessus de la plantule, se réduire à six.

La plantule est courbe, la gemmule se compose de deux feuilles. La radicule comporte un cylindre central assez bien délimité, à la pointe duquel le tissu de l'écorce se distingue assez nettement. Il se reconnaît à ses cloisonnements nombreux et à leur orientation, et il forme une sorte de croissant dont les deux pointes viennent presque toucher l'épiderme de la base du cône embryonnaire. Entre les pointes du croissant est le tissu qui formera la coiffe, séparé de l'extérieur par la gaine radiculaire et l'épiderme.

On trouve à la base de cet embryon de nombreuses cellules à raphides.

B. *Germination.* — Au point de vue morphologique, cette espèce germe comme l'espèce précédente.

La radicule n'acquiert pas, comme cela a lieu chez l'*Areca triandra*, une complète différenciation à l'intérieur du bourrelet cotylédonaire. Elle exfolie sa gaine radiculaire en achevant sa différenciation et son origine endogène est alors mise en évidence par ce fait que l'assise pilifère vient se raccorder avec des assises de cellules situées profondément dans le bourrelet cotylédonaire, de la même façon que chez les *Archontophœnix*.

4. *Areca sapida* Mart.
(*Rhopalostylis Baueri* W. et Dr.).

Embryon petit, rappelant par sa constitution celui de l'*Areca triandra*. Plantule courbe (Pl. XI, fig. 2).

5. *Areca madagascariensis* (1).

Mêmes observations qu'au sujet de l'espèce précédente. Embryon très petit.

---

(1) Graines reçues sous ce nom du Jardin botanique de Buitenzorg.

§ 29. — **Cocos** L.

1. *Cocos australis* Mart.

A. *Embryon.* — L'embryon est conique, formé, comme toujours, de files de cellules régulièrement orientées et recouvert d'un épiderme à cellules peu allongées radialement. Cet épiderme est interrompu par la trace, très visible, du suspenseur.

La plantule, courte et globuleuse, est légèrement courbe ; la gemmule se compose de deux feuilles. Le cylindre central et l'écorce de la radicule sont déjà bien visibles et recouverts d'une coiffe et d'une gaine radiculaire en relation étroite l'une avec l'autre.

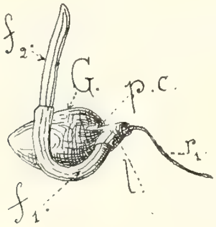


Fig. 55. — Germination de *Cocos campestris.* — G, graine ; *p.c*, pétiole cotylédonaire ; r_1, première racine ; *l*, ligule ; f_1, f_2, feuilles successives. — 2/3 grandeur naturelle.

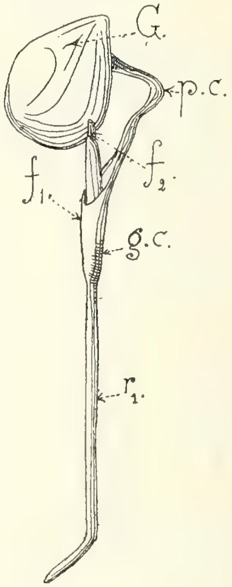


Fig. 56. — Germination de *Cocos plumosa.* — G, graine ; *p.c*, pétiole cotylédonaire ; *g.c*, gaine cotylédonaire ; f_1, f_2, feuilles successives ; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

B. *Germination.* — La germination est admotive, la première racine reste longtemps la principale et se couvre de radicelles. Les deux premières feuilles végétatives sont réduites à des gaines.

2. *Cocos campestris* Mart.

L'embryon ressemble à celui de l'espèce précédente et possède une plantule courbe.

La germination est admotive, la première feuille est réduite à une gaine. La première racine reste seule et joue le rôle de racine principale (fig. 55).

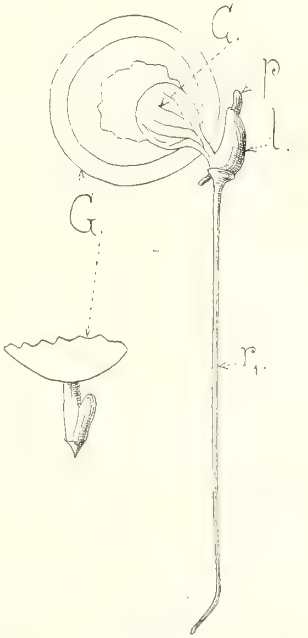


Fig. 57. — Deux états successifs d'une germination de *Jubœa spectabilis*. — G, graine ; *p*, gemmule ; r_1, première racine ; *c*, cotylédon ; *l*, ligule. — 2/3 grandeur naturelle.

3. *Cocos plumosa* Hook.

L'embryon est très allongé et contient une plantule droite.

La germination est rémotive et tubulée. La première racine se couvre de radicelles et reste la principale (fig. 56).

§ 30. — **Jubœa** H. B. K.

Jubœa spectabilis H. Bonpl.

A. *Embryon.* — L'embryon, cylindro-conique, est de grande taille, et formé d'un cotylédon composé de cellules petites contenant une plantule courbe, le tout recouvert par un épiderme peu allongé radialement.

Le cylindre central de la radicule est assez bien différencié. A l'extérieur on trouve une écorce et une coiffe confondues, recouvertes par une gaine radiculaire. La gemmule se compose de trois feuilles.

B. *Germination.* — Au point de vue morphologique comme au point de vue anatomique, la germination du *Jubœa spectabilis* rappelle celle du *Sabal umbraculifera* (fig. 57).

CHAPITRE VI

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

§ 1. — Résumé et faits nouveaux.

1° *Embryon.* — La structure des embryons de Palmiers nous est maintenant familière.

Ils peuvent se ranger en plusieurs catégories.

1° Embryons dont la plantule est droite et dans l'axe de l'organe.

2° Embryons à plantule droite et non dans l'axe de l'organe.

3° Embryons à plantule courbe.

Osenbrüg avait déjà remarqué que les plantules de quelques embryons sont courbes, mais il n'avait pas vu que la plantule droite de certains embryons peut être placée dans une direction oblique à celle de l'axe de ces embryons.

L'embryon n'est pas entouré par un épiderme continu comme le pensait M. Flahault. Cet épiderme est interrompu, vis-à-vis de l'extrémité radiculaire, pour laisser la place aux restes du suspenseur, plus ou moins visibles suivant les espèces et occupant toujours un espace très restreint.

L'embryon possède, comme l'ont vu tous les auteurs, une fente cotylédonaire, mais celle-ci manque chez le *Livistona chinensis*. Cette fente est disposée suivant une génératrice du cône embryonnaire, sauf chez les espèces à plantule très courbe (*Areca Catechu*, *Calyptrocalyx spicatus*).

L'épiderme général est, suivant les espèces et parfois même suivant les régions de l'embryon, allongé tantôt dans le sens tangentiel, tantôt dans le sens radial, mais on ne peut, à ce sujet, établir de règle générale. La plantule se compose d'une gemmule dont deux ou trois feuilles sont développées, et d'une radicule dont les diverses parties sont inégalement différenciées.

Le cylindre central est presque toujours bien visible, sauf chez le *Licuala horrida*. Il est plus ou moins bien développé suivant les espèces. Chez le *Phœnix* c'est un cône de parenchyme dont les éléments superficiels sont un peu plus allongés ; chez les *Archontophœnix*, *Calamus*, etc., au contraire, il est formé d'éléments tous allongés et sa limite est beaucoup plus visible. *Le cylindre central de la radicule correspond à la radicule des auteurs.* Sur ses côtés on rencontre un tissu semblable à celui du cotylédon. A l'extérieur de sa pointe, et s'étendant à droite et à gauche, se trouve une région en voie de cloisonnement. Au cours de notre exposé, nous avons toujours désigné cette région sous le nom de « région M ». C'est, en somme, un *méristème externe au cylindre central.* C'est de lui que proviennent, dans tous les cas, la coiffe et l'écorce. La partie la plus interne de ce méristème donne en effet, avec les parties du cotylédon situées de chaque côté du cylindre central, l'écorce de la radicule pendant que sa partie la plus externe donne la coiffe.

Le méristème externe au cylindre central présente d'importantes variations :

Il peut en premier lieu n'être point différencié (*Pinanga*). En second lieu, il peut être différencié sans qu'il soit possible, en étudiant la direction des cloisonnements, d'y distinguer une région externe et une région interne (*Archontophœnix*). Enfin ces deux régions peuvent être visibles (*Phœnix*), mais je n'ai observé, dans aucun embryon avant germination, la présence d'une assise pilifère.

Chez les espèces à germination rémotives, le méristème externe s'étend latéralement de chaque côté du cylindre central, presque jusqu'à l'épiderme du cotylédon, isolant ainsi à peu près complètement les tissus qui se trouvent au-dessous d'elle. Chez les espèces admotives, au contraire, cette même région s'étend peu à droite et à gauche du cylindre central et se trouve, sur ses parties latérales, séparée de l'extérieur par une grande épaisseur de tissu cotylédonaire.

En résumé : *l'écorce et la coiffe de la radicule de l'embryon mûr ne sont pas différenciées ou sont confondues en une zone où se font des cloisonnements nombreux.*

Enfin le méristème externe, quelle que soit son étendue, est séparé de l'extérieur, vers sa partie inférieure, par plusieurs assises de cellules cotylédonaires (de deux à quinze), qui, au cours du développement, ne se cloisonnent pas et forment une gaine radiculaire. *Les radicules de tous les embryons qui ont été* *étudiés possèdent une gaine radiculaire.* Cette gaine ne correspond pas au tissu que Mohl représentait séparant la radicule de l'extérieur, puisque la « radicule » de Mohl n'était que le cylindre central de cet organe.

M. Flahault seul a entrevu, chez le *Phœnix dactylifera*, une gaine radiculaire, mais il faut remarquer que, chez cette espèce, cette gaine disparaît très vite, lorsque la germination a atteint une certaine longueur, étirée par la pression interne et exfoliée par le frottement dans le sol.

Chez les embryons très jeunes de *Phœnix* que nous avons étudiés, nous avons vu que le cylindre central de la radicule est d'abord différencié, et qu'ensuite se produit la différenciation d'un méristème externe au cylindre central aux dépens du tissu embryonnaire. Il en est de même chez les embryons extraits des graines mûres de *Pinanga* qui ne présentent que leur cylindre central différencié. *Ce méristème donne l'écorce et la coiffe de la première racine.*

Ainsi, chez les embryons de Palmiers, *le cylindre central de la radicule et la gemmule sont tout d'abord différenciés, plus tard se différencient l'écorce et la coiffe aux dépens du parenchyme uniforme qui constitue la masse de l'embryon.*

La portion de l'embryon située entre le méristème externe et l'extérieur, ou, lorsque ce méristème n'existe pas, entre la pointe du cylindre central et l'extérieur, correspond à ce que Mohl nommait : *zone hyaline.*

On voit qu'il est extrêmement difficile d'assigner une limite au cotylédon et à la radicule. La figure de Payer ne correspond donc à aucune réalité précise. En réalité : *on peut considérer que toutes les parties de la jeune plantule sont enveloppées par du tissu cotylédonaire dont les diverses régions prendront, suivant leur position et suivant la forme de la plantule, des significations différentes lorsque l'embryon aura germé.*

La partie supérieure de l'embryon deviendra le suçoir ou limbe cotylédonaire. Elle est toujours formée de séries régulières de cellules, laissant entre elles des méats, et elle est parcourue par des faiscsaux non encore différenciés en bois et liber.

Ces faisceaux forment, en général, un seul cercle à la partie supérieure du cotylédon. Ils sont en cet endroit nombreux et disposés près de la périphérie de l'organe.

Si l'on descend vers le bas, le nombre des faisceaux diminue parce qu'ils se réunissent les uns aux autres. Ils se rapprochent en même temps du centre de l'embryon.

Nous arrivons ainsi dans la partie de l'embryon qui est située immédiatement au-dessus de la gemmule. C'est cette partie moyenne de l'embryon qui formera le pétiole et, dans le cas des germinations rémotives tubulées, la gaine du cotylédon. Ce pétiole ne s'allonge, chez les germinations admotives, que juste assez pour que l'extrémité radiculaire de l'embryon apparaisse au dehors.

Dans cette région, le nombre des faisceaux se réduit beaucoup : 6 chez les *Phœnix*, 4 chez un grand nombre d'espèces, 5 chez *Licuala*.

En général le plan de symétrie du pétiole cotylédonaire ne passe par aucun de ces faisceaux. On ne peut d'ailleurs attacher aucune importance à ce fait, car nous avons vu que le plan de symétrie de jeunes embryons de *Phœnix canariensis* est différent de ce qu'il sera dans les embryons des graines mûres et qu'il passe par un faisceau alors plus gros que les autres.

Parfois les faisceaux sont disposés, à la partie supérieure du cotylédon embryonnaire, sur deux cercles (*Livistona chinensis*). Ils ne forment plus, dans ce cas, qu'un seul cercle au-dessus de la gemmule.

Les parties du cotylédon qui entourent la gemmule donneront, chez les germinations tubulées, la gaine cotylédonaire. Chez les germinations admotives, la ligule sera formée seulement par les régions qui avoisinent la fente cotylédonaire, les autres régions entourant la gemmule contribuant à former le bourrelet cotylédonaire.

Enfin chez les germinations rémotives ligulées, les régions voisines de la fente cotylédonaire forment également la ligule, tandis que les régions situées de l'autre côté de la gemmule donneront la base du pétiole du cotylédon.

Les faisceaux traversent cette région de diverses façons et se recourbent sous la gemmule.

Les portions du cotylédon situées au-dessous de la base de la gemmule donneront : les plus voisines du cylindre central de la radicule, l'écorce de celle-ci ; les plus éloignées et celles qui latéralement séparent le méristème externe de l'extérieur, le bourrelet cotylédonaire chez les germinations admotives.

Chez les germinations rémotives, la portion de l'embryon située au-dessus du méristème externe donne ce qu'on peut appeler l'écorce de l'axe hypocotylé, concurremment avec les parties les plus latérales de cette région M, et les parties latérales à ce méristème forment l'extrémité supérieure de la gaine radiculaire.

Enfin, ce qui est au-dessous de la région M constitue la gaine radiculaire.

2° *Morphologie de la germination. — La morphologie externe de la germination des Palmiers est en relation directe avec la structure de l'embryon.*

Les germinations ligulées proviennent d'une plantule courbe, les germinations tubulées d'une plantule droite et située dans l'axe de l'embryon. Enfin, les germinations tubulées chez lesquelles il se produit une légère prolifération à la base du bourgeon ont une plantule droite, mais située obliquement par rapport à l'axe de l'embryon.

D'autre part, chez les germinations rémotives, le méristème externe au cylindre central s'étend sur presque toute la largeur de l'embryon, alors qu'il occupe une place beaucoup plus restreinte chez les embryons à germination admotive.

La forme du suçoir, lorsqu'il a acquis son complet développement, n'est pas autre chose que la forme exacte de l'albumen corné qui remplissait la graine.

Enfin, le système radiculaire se développe d'une façon variable et intéressante.

La première racine est souvent grêle et éphémère (chez la plupart des germinations admotives).

Dans d'autres cas, elle est plus grosse et joue un certain temps le rôle de racine principale (germinations rémotives et *Areca*).

Elle peut ne pas présenter de racines latérales (*Sabal*).

Presque toujours, elle en présente deux sortes : les unes sont grêles et éphémères et se produisent à la base de la première racine, non dans le prolongement de la gemmule (*Phœnix*, *Archontophœnix*, etc.) ; les autres sont aussi grosses et presque toujours plus grosses que la première racine, situées dans le prolongement de la gemmule, et jouent à leur tour le rôle de racine principale (*Washingtonia*, *Phœnix*, *Dypsis*, *Archontophœnix*, etc.). Les premières naissent plusieurs à la fois, tandis qu'il ne naît qu'une seule des secondes.

Enfin, chez certaines espèces (*Trachycarpus*), toutes les racines latérales sont à peu près de même grosseur que la première racine et prennent un développement égal au sien.

Chez les *Sabal*, il se produit des racines latérales, mais seulement sur le stolon.

3° *Anatomie de la germination. — La croissance en longueur du pétiole cotylédonaire se produit par un processus très simple ; les cellules s'allongent et se cloisonnent, puis les cellules formées s'allongent à leur tour.*

Cet allongement est très marqué chez certaines espèces (*Phœnix*), beaucoup moins dans d'autres (germinations ligulées).

La croissance du suçoir est due à l'accroissement en volume des cellules du cotylédon embryonnaire. En outre, lorsque le suçoir s'allonge, ses cellules se cloisonnent comme celles du pétiole cotylédonaire.

Les cellules de l'épiderme se cloisonnent plusieurs fois radialement, de façon que ce tissu suive l'accroissement en volume du parenchyme du suçoir.

Il existe très souvent une assise sous-épidermique différenciée du reste du parenchyme, et dont les cellules restent petites.

Ces cellules se cloisonnent, comme celles de l'épiderme, dans le sens radial, mais ne servent pas à la croissance en épaisseur du cotylédon.

En effet, nous avons vu que si chez des espèces dans lesquelles l'assise sous-épidermique est bien marquée, on fait des coupes, à la même hauteur, dans un cotylédon embryonnaire et dans un cotylédon âgé, on peut constater que les faisceaux libéro-ligneux ne se sont pas écartés de la surface du cotylédon. Je me trouve, à ce sujet, en désaccord avec tous les auteurs, sauf avec Godfrin. Il convient de remarquer que cet auteur a étudié seulement le *Latania Borbonica* (*Livistona chinensis* Mart.), et que, chez ce Palmier, il n'y a pas d'assise sous-épidermique différenciée.

Chez les germinations admotives, il se produit toujours, au début, un bourrelet tout contre la graine. Ce bourrelet se produit grâce à l'accroissement en volume des cellules formant la base de l'embryon ; il renferme la plantule. La gemmule se différencie à l'intérieur de ce bourrelet dont les cellules se cloisonnent pour entourer le jeune bourgeon d'une *gaine ascendante* ou *ligule*.

Cette ligule s'allonge, autour du bourgeon, par des cloisonnements d'un mode tout à fait identique à celui par lequel se produit l'allongement du pétiole cotylédonaire.

Chez les germinations rémotives, plusieurs cas peuvent se présenter :

1° Le pétiole cotylédonaire et la gaine s'allongent au maximum, c'est-à-dire que toutes les cellules en sont allongées et ne se cloisonnent plus. Alors *la gemmule croît et se creuse pour ainsi dire elle-même une gaine. La pression interne produite par la croissance en volume du bourgeon fait ouvrir la gaine* (Phœnix);

2° Les cellules qui entourent la gemmule peuvent encore se cloisonner; *celle-ci se développe latéralemant et il se forme une ligule, comme cela avait lieu chez les germinations admotives.*

Le bourgeon sort par la fente cotylédonaire (Sabal);

3° La gemmule se développe dans une direction un peu oblique à l'axe de l'embryon. *Le pétiole et la gaine cotylédonaires peuvent encore se cloisonner, quoique beaucoup moins activement que dans le premier cas. Il se forme, à la base du bourgeon, des languettes ou une très légère gaine circulaire* (Trachycarpus, Livistona).

La gaine radiculaire existe toujours. Elle peut être exfoliée ou digérée.

A propos de la structure de l'embryon, nous avons rappelé comment se différencie la radicule. La *région M*, très étendue, ainsi que nous l'avons remarqué, chez les embryons à germination rémotive, *sert en partie, au cours de la germination, à accroître en diamètre la partie inférieure de la gaine radiculaire et l'axe hypocotylé.* Elle prend en effet la forme d'un croissant dont les deux pointes enserrent la gemmule.

Ces deux pointes se cloisonnent activement et accroissent ainsi le volume des parties correspondantes de l'embryon.

L'assise pilifère n'apparaît toujours que tardivement, d'abord assez loin du point végétatif qu'elle atteint dans quelques cas (Calamus, Archontophœnix), *alors qu'elle ne l'atteint jamais dans d'autres* (Phœnix).

Je pense que ce sont principalement les racines de faible diamètre qui possèdent des initiales distinctes pour la coiffe et l'assise pilifère, alors que chez les grosses racines les initiales sont toujours confondues.

Dans un même ordre d'idées, Borzi a remarqué que les grosses racines latérales ont tendance d'abord à posséder des groupes distincts d'initiales, et que plus tard ces groupes se confondent en un groupe commun.

L'assise pilifère est souvent irrégulière, comme l'a vu Drabble, et *parfois dédoublée.*

Enfin, je n'ai vu de poils absorbants que chez le *Trachycarpus Martiana*, le *Trachycarpus Fortunei* (racine, gaine et pétiole cotylédonaires) et chez le *Livistona chinensis* (gaine et pétiole cotylédonaires).

§ 2. — Considérations générales.

1° Si nous nous proposons maintenant de comparer les embryons de Palmiers à ceux d'autres Monocotylédones, il nous sera impossible de le faire sans tenir compte de quelques remarques.

Si l'on considère des embryons extraits des graines mûres de toute une série de plantes, il est certain que ces embryons ne sont pas comparables, car ils n'ont pas, au point de vue du développement, le même âge. Il est bien évident, par exemple, que l'on ne peut comparer l'embryon indifférencié d'une Orchidée, avec celui, tout à fait différencié, d'une Graminée.

Ceci posé, considérons un embryon de *Calamus* ayant commencé à germer, par exemple, comme celui dont le schéma est représenté par la figure 45.

On est frappé par l'analogie qui existe entre cet embryon et celui, par exemple, qu'on extrait d'une graine mûre de *Zea Mays*. Radicule et gemmule paraissent être au même stade de différenciation. L'indépendance de la radicule du *Calamus* est un peu moindre que celle du Maïs, mais l'une et l'autre, à la germination, digéreront leur coléorhize pour apparaître à l'extérieur. On peut donc rapprocher les embryons des germinations admotives de ceux des *Graminées*, — les embryons des *Calamus*, *Pinanga*, dont la première racine sort par digestion, en étant les plus rapprochés, alors que les embryons d'*Archontophœnix*, par exemple, en sont plus éloignés.

L'embryon des *Musacées* (1) se rapproche beaucoup de celui des Palmiers à germination admotive. Il est vraisemblable, d'après ce qu'on sait (2) des embryons des *Cannacées* et des *Zingibéracées*, qu'ils présentent également une structure très voisine de celle de l'embryon des Palmiers à germination admotive.

Les embryons des Palmiers à germination rémotive sont pour ainsi dire moins endogènes que les autres, c'est-à-dire que leur radicule naît moins profondément. Il me paraît vraisemblable qu'ils se rapprochent des embryons des *Aroïdées*.

Ainsi, chez *Arum maculatum*, par exemple, j'ai observé que l'assise pilifère est en continuité avec une file de cellules située immédiatement au-dessous de l'épiderme général du cotylédon, de sorte que, dans cette espèce, la radicule est encore moins endogène que dans les embryons des Palmiers à germination rémotive. Les *Joncacées* (3) paraissent, à ce point de vue, présenter des caractères à peu près semblables. Enfin, chez certains *Fluviales* (*Alisma*), il semble bien (4) que la radicule soit exogène, son assise pilifère étant en continuité avec l'épiderme général du cotylédon. Il en est de même dans le genre *Allium* (4).

---

(1) C.-L. Gatin, *Sur la radicule embryonnaire du* Musa ensete *Gmel.* (Bull. de la Soc. Bot. de France, t. LII, 1905, p. 638-640, pl. VIII).

(2) Tschirch, *Physiologische Studien uber die Samen, inbesondere die Saugorgane derselben* (Ann. Buitenzorg, vol. IX, 1891, p. 143-183).

(3) M. Laurent, *Recherches sur le développement des Joncées* (Thèse de la Faculté des Sc., Paris, 1904).

(4) Hanstein, *Die Entwickelung des Keimes der Monokotylen und Dicotylen* (Botanische Abhandlungen, t. I, Bonn, 1870, p. 1-99, 17 planches).

Enfin, chez les embryons des *Joncacées* et des *Aroïdées*, la radicule possède un diamètre très voisin de celui de l'embryon, comme cela a lieu chez les embryons de Palmiers à germination rémotive. Toutes ces considérations nous permettent donc de rapprocher les Palmiers des *Graminées*, non seulement par les caractères de leur radicule embryonnaire, mais encore par la très grande différenciation de leurs embryons.

2° Ceci nous amène à considérer que la germination des Palmiers comporte deux phases. La première correspond à l'allongement externe du cotylédon. Je pense qu'on doit la considérer, non pas comme le début de la germination, mais comme la fin de la maturation de l'embryon.

Cette première phase n'existe pas, en effet, chez les Graminées.

Au début de la germination, les racines et le bourgeon de ces plantes se développent sur place, sans que ceci soit précédé d'une phase de différenciation, caractérisée par des changements dans la position relative des diverses parties de l'embryon.

La seconde phase est la germination proprement dite. Elle correspond à la germination des Graminées.

3° Les formes extérieures de la germination des Palmiers, sont en relation directe avec la structure interne de leurs embryons.

Je pense que cette règle s'applique non seulement aux Palmiers, mais aux Monocotylédones en général.

4° Enfin, il est impossible de terminer ces considérations générales sans dire un mot des théories qui ont été soutenues par Miss Ethel Sargant (1).

Pour cet auteur, le cotylédon unique des Monocotylédones provient de la soudure des deux cotylédons ancestraux des Dicotylédones. Il ne m'appartient pas de juger les arguments que Miss Sargant tire de l'étude des germinations des familles autres que celle des Palmiers, mais, en ce qui concerne cette dernière, je ne puis accepter ces arguments.

C'est ainsi que, comparant le cotylédon du Dattier aux deux lobes d'un cerveau, elle pense que ce lobe est bifide et voit dans ce caractère la trace de la fusion des cotylédons. Ce raisonnement est sans valeur puisque la forme des cotylédons est déterminée, ainsi que nous l'avons vu, par la forme de la cavité interne de la graine.

---

(1) Miss Ethel Sargant, *loc. cit.*

En ce qui concerne la nervation du cotylédon, nous avons vu que le cotylédon de *Phœnix*, s'il ne possède pas de nervure médiane dans un embryon non mûr, en possède une dans un embryon mûr, par conséquent, sur ce point encore, les arguments de Miss Sargant ne peuvent être considérés comme valables.

Il serait par trop téméraire de baser une théorie sur l'étude d'une seule famille, mais je pense que ce que nous avons vu chez les Palmiers pourrait plutôt nous ramener aux idées de A. de Jussieu, qui considérait le cotylédon des Monocotylédones comme la première feuille de la plante, en s'appuyant sur l'étude du développement et sur la présence presque générale d'une fente qui marquerait le point où se rejoignent les deux bords de la feuille cotylédonaire repliée.

Quoi qu'il en soit, de semblables études doivent être faites, non seulement sur des germinations, mais en suivant avec un soin scrupuleux la formation de l'embryon chez un grand nombre de plantes.

L'étude approfondie de l'embryologie et de l'embryogénie des groupes peut seule apporter quelque lumière sur les relations phylogéniques qui les relient entre eux.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES CHIMIQUES

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

Il y a très longtemps qu'on a remarqué que l'albumen corné du Dattier se ramollit au cours de la germination (1). Plus tard, Sachs (2) étudia, au point de vue chimique, la germination du Dattier et admit que la cellulose de réserve qui forme les membranes des cellules de l'albumen se liquéfie et passe ainsi dans l'organe de succion et de là dans la jeune plantule où elle sert à former, pensait l'illustre botaniste, les membranes des cellules de la jeune plante.

Il supposait également que l'épiderme du suçoir contenait une substance propre à faciliter la germination.

Depuis les travaux de Sachs, une foule de mémoires, parus pour la plupart très récemment, sont venus nous éclairer, d'abord sur la nature chimique de la réserve de la graine des Palmiers, et en second lieu sur l'action des diastases qui, au moment de la germination, dissolvent cette réserve.

La nature chimique de l'albumen des graines de Palmiers a été déterminée par Reiss (3) qui, en employant la méthode de Braconnot, obtint par hydrolyse d'albumens de *Phœnix dactylifera* L. et de *Phytelephas macrocarpa* R. et P. un sucre nouveau, qu'il appela le *seminose* et qui fut identifié, par Fischer et Hirschberger (1), avec le *mannose*, nouvellement découvert par ces auteurs (2).

---

(1) Camerarius, *Hortus medicus et philosophicus* (Francfort-sur-le-Mein, 1588). — Malpighi, *Opera posthuma* (Londres, 1697). — Mohl, *Historia naturalis Palmarum* (Munich, 1823-1850).

(2) Sachs, *Zur Keimungsgeschichte der Dattel* (Botanische Zeitung XX Jahrg., n° 31, août 1862).

(3) Reiss, *Ueber die in den Samen als Reservstoff abgelagerte Cellulose und eine erhaltene neue Zuckerart, die « Seminose »* (Ber. d. d. Chem. Ges., XXII, p. 609, 1889).

Schulze (3), un peu plus tard, signala la présence des galactanes à côté des mannanes dans un certain nombre de graines de Palmiers : *Cocos nucifera* L., *Elæis guinensis* Jacq., *Phœnix dactylifera* L.

Enfin, tout récemment une étude méthodique de l'albumen d'un certain nombre de Palmiers a été faite par M. Liénard (4), qui est arrivé à cette conclusion que la réserve des graines de Palmiers est formée, en grande partie, de mannanes, accompagnées d'une très faible proportion de galactanes. En outre ces graines contiennent une petite quantité de saccharose accompagnée de sucre réducteur en faible proportion.

La présence du saccharose a d'ailleurs été démontrée en même temps par Grüss (5).

Enfin, il est une question qui semble avoir vivement préoccupé M. Bourquelot et ses élèves, c'est celle de la condensation des mannanes d'une graine donnée.

En effet, en 1901, MM. Bourquelot et Hérissey (6) montraient que si, pendant un temps limité (1 h. 30), on traite de la poudre d'albumen de *Phœnix canariensis* par un acide minéral faible (acide sulfurique à 3 p. 100), on n'hydrolyse qu'une partie de cet albumen. Une nouvelle opération, faite pendant 1 h. 30 avec l'acide à 4 p. 100, hydrolyse une nouvelle portion d'albumen, et enfin la totalité n'est hydrolysée que par l'acide à 75 p. 100. D'autre part, si on laisse l'albumen en contact pendant 12 heures avec de l'acide sulfurique à 70 p. 100 et qu'ensuite on porte ce mélange pendant 1 h. 1/2 à l'autoclave à 110°, on obtient une hydrolyse complète.

---

(1) Fischer et Hirschberger, *Ueber Mannose*, III et IV (Ber. d. d. chem. Ges., XXII, p. 1155 et 3218, 1889).

(2) Fischer et Hirschberger, *Ueber Mannose* (Ber. d. d. chem. Ges., XXI, p. 1805, 1888).

(3) Schultze, *Zur Chemie der Pflanzenmembranen* (Zeitschr. f. phys. Chem., XIV, p. 227, 1889 ; p. 387, 1892).

(4) Liénard, *Sur la composition des hydrates de carbone de réserve de l'albumen, de quelques Palmiers* (C. R. de l'Académ. des Sc., 13 octobre 1902). — *Étude des hydrates de carbone de réserve de quelques graines de Palmiers* (Thèse de Pharmacie, Paris, 1903).

(5) Grüss, *Ueber den Umsatz der Kohlenhydrate bei der Keimung der Dattel* (Ber. d. d. bot. Ges., XX, p. 36, 1902).

(6) Bourquelot et Hérissey, *Sur la composition de l'albumen de la graine de* Phœnix canariensis *Hort., et sur les phénomènes qui accompagnent la germination de cette graine* (C. R. de l'Académ. des Sc., t. CXXXIII, p. 302, 1901).

De ces résultats les auteurs tirent cette conclusion que l'albumen de la graine de *Phœnix canariensis* contient des hydrates de carbone, des mannanes, de condensations diverses, hydrolysables seulement par des acides de plus en plus concentrés. Des résultats absolument analogues ont été publiés par M. Liénard (1).

M. Goret (2) a étudié avec beaucoup de soin les conditions de l'hydrolyse des mannanes par les acides. Bien que cet auteur se soit adressé à des graines de plantes n'appartenant pas à la famille des Palmiers, il importe de tenir compte de ses résultats, toutes les graines à albumen corné présentant, au point de vue de l'hydrolyse, des propriétés très semblables, malgré les différences qui existent lorsqu'on passe d'une graine d'une espèce à celle d'une autre espèce, dans la condensation de la mannane de réserve.

M. Goret arrive, en premier lieu, en étudiant l'albumen de *Gleditschia Triacanthos* L. (Légumineuses) aux conclusions suivantes :

« 1° Que plus la quantité d'albumen mise à hydrolyser est faible, « plus il se forme, proportionnellement, de sucre réducteur » ;

« 2° Que l'hydrolyse se fait beaucoup plus facilement et « beaucoup plus complètement quand la division de l'albumen « est plus grande » ;

« 3° Que l'on obtient plus de sucre réducteur quand, pour « une même quantité d'albumen, on augmente la quantité « d'eau acidulée. »

En outre, sur le même albumen, M. Goret a répété des essais faits antérieurement par MM. Em. Bourquelot et Laurent (3) sur l'albumen de la Fève de Saint-Ignace et de la Noix vomique.

---

(1) Liénard, *loc. cit.*

(2) Goret, *Etude chimique et physiologique de quelques albumens cornés de graines de légumineuses* (Thèse de pharmacie, Paris, 1901).

(3) Em. Bourquelot et Laurent, *Sur la nature des hydrates de carbone de réserve contenus dans l'albumen de la Fève de Saint-Ignace et de la Noix vomique* (Journal de Pharmacie et de Chimie, 1er octobre 1900, t. XII, p. 513).

Ces essais consistent en des séries d'hydrolyses dans lesquelles on fait varier d'abord le temps de l'hydrolyse, les autres facteurs restant constants, puis la quantité d'acide sulfurique, le temps et les autres facteurs restant constants. Dans ces conditions, les rendements augmentent quand le temps ou la quantité d'acide sulfurique augmente.

Dans toutes ces expériences, les auteurs trouvent du galactose dans les produits de l'hydrolyse ménagée, alors que dans les hydrolyses suivantes ou dans les hydrolyses faites directement par les acides forts, il est impossible d'en déceler.

De tous ces essais, M. Bourquelot et ses élèves concluent à la présence dans toute graine à albumen corné, d'hydrates de carbone de condensation croissante. L'un des moins condensés serait une manno-galactane et les suivants seraient des mannanes dont les plus condensées ne seraient hydrolysables que par la méthode Braconnot-Flechsig.

Enfin, un certain nombre d'auteurs se sont efforcés de rechercher s'il existe, dans les graines à albumen corné et en particulier dans les graines de Palmiers, des ferments solubles spéciaux capables d'hydrolyser les mannanes et les galactanes de réserve de ces graines.

Grüss (1) entrevit, en 1894, en étudiant le Dattier, qu'il se produit dans cette graine un ferment qui, au moment de la germination, donne vraisemblablement du mannose aux dépens de la réserve de la graine. C'est Effront (2) qui découvrit le premier ce ferment, chez le Caroubier. Il lui donna le nom de *caroubinase*.

Ce ferment fut étudié d'une façon plus complète par MM. Bourquelot et Hérissey (3), qui lui donnèrent le nom de *séminase*,

MM. Bourquelot et Hérissey (4) ont mis en évidence la présence d'un ferment semblable dans la graine de *Phœnix canariensis*, soit en abandonnant à lui-même, dans de l'eau fluorée, de l'albumen encore imprégné de diastase, soit en ajoutant, à de la poudre d'albumen stérilisée placée dans de l'eau fluorée, des cotylédons broyés provenant de graines en germination.

---

(1) Grüss, *Ueber die Einwirkung der Diastase Ferment auf Reservcellulose* (Ber. d. d. Ber. Ges., XII, p. 60, 1882).

(2) Effront, *Sur une nouvelle enzyme hydrolytique, la « caroubinase »* (C. R. Ac. Sc. Paris, CXXV, p. 116, 1897).

(3) Em. Bourquelot et Hérissey, *Germination de la graine de Caroubier; production de mannose par un ferment soluble* (C. R. Ac. Sc. Paris, CXXIX, p. 614, 1899). — Voir également Hérissey, *Recherches chimiques et physiologiques sur la digestion des mannanes et des galactanes, par la séminase, chez les végétaux* (Thèse de doctorat ès sciences, Paris, 1903).

(4) Em. Bourquelot et Hérissey, *Sur la composition de l'albumen de la graine de* Phœnix canariensis, *etc. (loc. cit.)*.

Dans ces conditions, il se forme du mannose qui se dissout dans le liquide. Par contre, dans aucune des parties de la jeune plante en germination, il n'est possible de trouver ce sucre.

A peu près en même temps, Grüss (1) essaya de montrer que les mannanes et les galactanes contenues dans l'albumen de la graine de Dattier fournissent effectivement, au cours de la germination, du mannose et du galactose. Dans une partie de ses expériences, il a cherché à caractériser le mannose par son osazone, ce qui n'a aucune valeur puisque d'une part celle-ci est analogue à la dextrosazone et que, d'autre part, le même auteur a mis en évidence la présence dans les graines de Dattier de saccharose, s'hydrolysant au cours de la germination.

Dans d'autres expériences, Grüss a abandonné à lui-même pendant deux mois, dans de l'eau thymolée, de l'albumen de graines germées imprégné de diastase. Il a, dans la liqueur, caractérisé le mannose produit par son hydrazone et le galactose par la production d'acide mucique après oxydation nitrique, mais il ne donne pas les constantes physiques des corps qu'il a obtenus.

CHAPITRE II

But du travail. — Méthodes

§ 1. — **But du travail.**

Je me suis efforcé, au cours des recherches que je vais exposer, d'arriver à poser les données de deux problèmes principaux.

---

(1) Grüss, *Ueber den Umsatz der Kohlenhydrate bei der Keimung der Dattel* (Ber. d. d. bot. Ges., XX, p. 36, 1902).

En premier lieu, lorsqu'on compare l'action de la « caroubinase » (ou séminase) — qu'il vaudrait peut-être mieux désigner sous le nom de manno-galactanase — sur les albumens cornés, à l'action des diastases des graines amylacées, sur l'amidon, on constate que, dans les deux cas, on part d'un anhydride très condensé pour aboutir à un sucre au C.

Comme produits intermédiaires, on a, dans le cas de l'amidon, des dextrines et un saccharose. Pourquoi n'en serait-il pas de même dans le cas de l'hydrolyse des mannanes?

M. Hérissey (1), à la fin de son mémoire, se pose cette même question après avoir montré comment la caroubinase, agissant sur un empois d'albumen de caroubier, liquéfie cet empois de façon à donner une masse qui, soluble dans l'eau et insoluble dans l'alcool, peut donner par hydrolyse du mannose. Ces corps solubles peuvent être, évidemment, comparés à des dextrines.

Je me suis proposé de rechercher, en étudiant des albumens de graines germées et non germées, si je ne pourrais pas découvrir quelques indices qui permettent de présumer, d'une façon plus certaine, de l'existence d'un polyose qui pourrait, par interversion, donner du mannose.

Une autre question se pose encore, c'est de savoir ce que peut devenir le mannose au fur et à mesure de sa formation sous l'action de la séminase. Le problème est d'autant plus intéressant que dans aucune plantule provenant d'une graine à albumen corné en germination, M. Hérissey n'a pu déceler de mannose. Ce sucre est d'ailleurs très rare dans la nature; seul, M. Tsukamoto (2) l'a signalé dans les tiges et les tubercules de l'*Amorphophallus Rivieri* Durieu (Aroïdées).

On sait, par le même auteur, que les tubercules de cette plante sont, comme les tubercules d'Orchidées, riches en mannanes.

En présence de ces faits, le sort du mannose produit au cours de la germination devient un problème des plus intéressants et l'hypothèse qui vient naturellement à l'esprit est qu'il s'isomérise très rapidement en glucose, ce sucre pouvant alors entrer dans les diverses combinaisons que nécessitent la construction et la nutrition du corps de la jeune plantule.

---

(1) Hérissey, *loc. cit.*

(2) Tsukamoto, *Hydrosome Rivieri, var. Koujaku; Conocephalus Koujaku* (Bull. agricult. coll. Tokyo, t. II, p. 406, 1897).

Lobry de Bruyn (1) a montré qu'en solution alcaline, le glucose s'isomérise très vite en mannose ; ce fait purement chimique permet de donner plus de vraisemblance encore à l'hypothèse que nous venons d'énoncer.

L'être vivant ne peut-il accomplir ce qui, dans la nature chimique, se produit avec tant de facilité (2) ?

En m'attachant à l'étude de ces problèmes, j'ai espéré, non pas leur donner une solution, mais entrevoir dans quelle direction il est permis de supposer que cette solution interviendra un jour.

§ 2. — **Les méthodes.**

J'aurai à parler, au cours de ce travail, des méthodes d'hydrolyse que j'ai employées dans mes recherches sur les albumens.

Le mannose a toujours été recherché à l'aide de l'acétate de phénylhydrazine. Le glucose a été caractérisé par son osazone. En général, les composés hydraziniques ont été identifiés par leurs caractères de solubilité, leur point de fusion instantané et leur forme cristalline.

Les points de fusion instantanés ont été déterminés sur le bloc de Maquenne, par le procédé de M. G. Bertrand.

Les pouvoirs réducteurs sont exprimés en dextrose. Ils ont été obtenus par la méthode employée au laboratoire de M. G. Bertrand.

Cette méthode est la suivante : on fait bouillir une prise de la solution sucrée à étudier, amenée à 20 centimètres cubes avec de l'eau distillée, avec 20 centimètres cubes de liqueur de Fehling préparée en mélangeant 20 centimètres cubes d'une première solution A (1), avec 20 c. c. d'une seconde solution B (2).

---

(1) Lobry de Bruyn (Recueil des Travaux chimiques des Pays-Bas, vol. XIV, p. 156-203, 1898, et 19, p. 1, 1900).

(2) L'hypothèse d'une diastase isomérisant les sucres a été émise pour la première fois, à ma connaissance, par M. G. Bertrand, dans l'analyse critique d'un travail de M. Diénert (*Revue générale des sciences pures et appliquées*, t. XI, 1900, p. 1020).

Après trois minutes d'ébullition, on filtre à la trompe, sur de l'amiante tassée dans un tube de Soxhlet, en évitant de verser, autant que possible, l'oxydule de cuivre sur le filtre. Le précipité d'oxydule, après avoir été soigneusement lavé à l'eau bouillie, est redissout par une solution C (3) et la solution obtenue est filtrée sur le même filtre d'amiante qu'elle nettoie de l'oxydule de cuivre qui s'y est déposé.

Le vase dans lequel s'est faite la précipitation de l'oxydule de cuivre est lavé avec la solution C, puis avec de l'eau chaude, et les liquides de lavage étant filtrés sur le même filtre et réunis aux liquides précédents, le cuivre y est dosé avec une solution de permanganate de potassium titré (4) (5 grammes par litre environ).

Voici, à titre d'exemple, les chiffres indiquant à combien de cuivre correspondent des quantités croissantes de glucose (tableau I). J'ai établi ces chiffres à l'aide de glucose pur,

Tableau I

GLUCOSE (en milligrammes).	CUIVRE (en milligrammes).
0	1,490
10	20,368
20	39,742
30	59,116
40	77,994
50	94,884
60	113,761
70	130,155
80	146,052
90	161,949
100	177,349

---

(1) Solution A :

Sulfate de cuivre pur	40 grammes.
Eau, q. s. pour	1 litre.

(2) Solution B :

Sel de Seignette	200 grammes.
Soude caustique en plaques	150 —
Eau, q. s.	1 litre.

(3) Solution C :

Sulfate ferrique pur	50 grammes.
Acide sulfurique pur	200 —
Eau, q. s.	1 litre.

(4) Le titrage de ce MnO^4K est fait à l'aide de l'oxalate d'ammonium, en présence d'acide sulfurique ; 250 milligrammes d'oxalate correspondent à $223^{mgr},55$ de cuivre (pour Cu = 63,5).

préparé au laboratoire et purifié par trois cristallisations successives dans l'alcool méthylique. Le pouvoir rotatoire de ce glucose était :

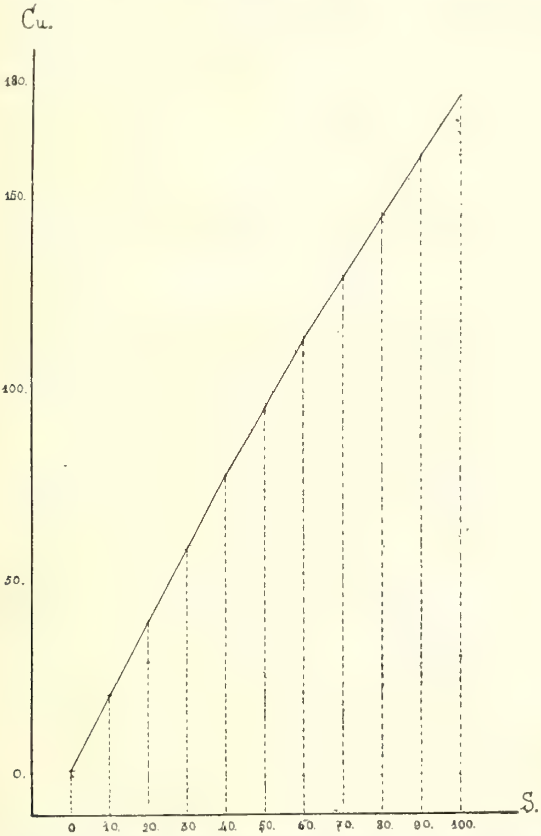


Fig. 58. — Courbe montrant à combien de milligrammes de cuivre correspondent, dans la méthode de M. G. Bertrand, des quantités croissantes de glucose.

$$(\alpha)_{\mathrm{D}} = +52^{\circ}.$$

Ces chiffres sont résumés dans la courbe ci-contre (fig. 58).

Enfin, le galactose a été recherché, soit dans les albumens, soit dans les produits d'hydrolyse de ceux-ci, par oxydation par l'acide nitrique de densité 1, 2.

On évapore au tiers puis on laisse pendant douze heures à la glacière pour que l'acide mucique se dépose.

On filtre. L'acide mucique reste sur le filtre en même temps que l'oxalate de calcium qui pouvait se trouver dans la matière attaquée.

On lave la matière à l'eau alcaline, on dissout ainsi l'acide mucique seul, que l'on reprécipite en acidulant la solution. L'acide mucique est ensuite séparé par filtration, séché et pesé.

CHAPITRE III

Phytelephas macrocarpa R. et P.

Albumen non germé.

§ 1. — **Portions solubles.**

Des graines fraîches ont éte réduites en poudre fine (1) et 1 kilogramme de cette poudre a été épuisé, par déplacement, par 3 litres environ d'eau portée préalablement à la température de 50° C. La solution obtenue a été concentrée à consistance de sirop épais dans le vide et en présence de craie. Ce sirop primitif a été repris par de l'alcool à 95° (200 centimètres cubes environ) qui en a dissous une partie. La solution alcoolique, concentrée dans le vide, s'est transformée en un nouveau sirop dont j'ai obtenu 69 grammes et qui constitue la portion du sirop primitif *soluble dans l'alcool.*

La partie non dissoute par l'alcool a été reprise par une petite quantité d'eau et évaporée, après filtration, dans le vide à 30°. Le sirop obtenu ainsi pesait 19 grammes. C'est la portion du sirop primitif *insoluble dans l'alcool.*

1° *Sirop soluble dans l'alcool.* — Il se dissout très aisément dans l'eau et dans l'alcool. Sa solution aqueuse réduit la liqueur de Fehling et, traitée par l'acétate de phénylhydrazine à froid, ne donne pas de précipité de mannosehydrazone. J'ai soumis à divers procédés d'hydrolyse de semblables solutions et j'ai constaté que leur pouvoir réducteur augmentait en même temps qu'elles acquéraient la propriété de donner à froid, par l'acétate de phénylhydrazine un précipité de mannosehydrazone. J'ai réuni les chiffres obtenus au cours de ces divers essais dans le tableau II.

---

(1) A l'aide d'un puissant broyeur centrifuge.

Tableau II (1)

PORTION du sirop primitif soluble dans l'alcool.	POUVOIR réducteur (en glucose).	MANNOSE-HYDRAZONE (obtenue).	MANNOSE (calculé).
	Gr.	Gr.	Gr.
En solution dans l'eau....	10,2	0,0	0,0
Dissous dans l'eau et hydrolysé pendant 10 minutes (procédé Clerget).......	25,8	5,2	3,5
En solution à 10 p. 100 dans HCl à 5 p. 100 et hydrolysé pendant 6 heures...	28,9	21,3	14,2

2° *Sirop insoluble dans l'eau.* — Ce sirop est également susceptible de donner du mannose par hydrolyse, ainsi que l'indique le tableau III.

Tableau III (2)

PORTION du sirop primitif insoluble dans l'alcool.	POUVOIR réducteur (en glucose).	MANNOSE-HYDRAZONE (obtenue).	MANNOSE (calculé).
		Gr.	Gr.
En solution dans l'eau	»	0,0	0,0
En solution dans HCl à 5 p. 100. Hydrolysé pendant 6 heures	»	4,6	3,1

Ces résultats mettent en évidence, dans les graines de *Phytelephas macrocarpa* au repos, la présence d'un corps soluble dans l'eau et l'alcool et de corps solubles dans l'eau, qui peuvent donner, par hydrolyse, du mannose (3).

§ 2. — **Portions insolubles.**

En vue d'une opération semblable à celle que je viens de décrire, 2 kilogrammes d'albumen broyé avaient été épuisés par l'eau chaude.

---

(1) Tous les chiffres de ce tableau correspondent à 69 grammes d'extrait, soit 1 kilogramme d'albumen frais.

(2) Tous les chiffres de ce tableau correspondent à 19 grammes de sirop, soit 1 kilogramme d'albumen frais.

(3) C.-L. Gatin, *Bulletin de la Société Botanique de France*, t. LI, p. 10.

Le résidu, séché, avait perdu 18 p. 100 de son poids.

Dix grammes de cet albumen ont été hydrolysés par 500 centimètres cubes de HCl à 5 p. 100, dans un ballon surmonté d'un long tube de verre pour éviter la concentration du liquide. Le pouvoir réducteur était déterminé chaque heure sur un petit échantillon prélevé dans le ballon d'hydrolyse et l'opération a été arrêtée lorsque le pouvoir réducteur a cessé d'augmenter.

Le pouvoir réducteur total du liquide était de $8^{gr},5$ (en glucose) et le résidu non dissous pesait $0^{gr},890$.

Le liquide, traité par l'acétate de phénylhydrazine, a laissé déposer $11^{gr},3$ de mannosehydrazone, ce qui représente $7^{gr},5$ de mannose.

L'hydrolyse par HCl à 5 p. 100 a donc fourni ici un rendement en mannose égal à 79,6 p. 100 de l'albumen lavé, soit 61,7 p. 100 de l'albumen initial.

Le résidu, repris par 250 centimètres cubes de HCl à 5 p. 100 et hydrolysé de la même façon pendant quatre heures, n'a pu donner que $0^{gr},085$ de mannosehydrazone. Le nouveau résidu a été enfin dissous dans 2 centimètres cubes d'acide sulfurique pur, étendu d'eau jusqu'à un volume de 100 centimètres cubes et hydrolysé pendant trois heureset demie.

Le liquide d'hydrolyse, traité par l'acétate de phénylhydrazine, n'a pas donné de mannosehydrazone à froid, mais, par contre, a donné à chaud un précipité de dextrosazone pesant $0^{gr},25$.

Le résidu était donc composé uniquement de cellulose. M. G. Bertrand, en effectuant des essais du même genre, qu'il n'a pas encore publiés, a obtenu des résultats semblables en hydrolysant de l'albumen broyé et non épuisé par l'eau avec HCl à 5 p. 100 SO^4H^2 à 4 p. 100 et NO^3H à 5 p. 100.

Il résulte de ces expériences que l'albumen du *Phytelephas* est composé en très grande partie de mannanes.

On peut en effet extraire une quantité de mannose égale à 61,7 p. 100 du poids de l'albumen. Ce fait était d'ailleurs très bien connu, puisque c'est là le procédé de préparation classique du mannose.

Mais ce qui importe surtout, c'est que tout ce mannose peut être extrait par hydrolyse par les acides minéraux faibles, pourvu qu'on prolonge l'hydrolyse jusqu'à ce que le pouvoir réducteur du liquide soit constant.

Le temps joue un rôle important dans le rendement en sucre des produits d'hydrolyse ; il en est de même de la quantité d'acide employée (1).

Lorsqu'on hydrolyse par une même quantité d'acide des quantités croissantes de poudre d'albumen, on s'aperçoit que la durée de l'hydrolyse jusqu'à pouvoir réducteur constant augmente considérablement, ainsi que cela ressort des chiffres du tableau IV.

Tableau IV

	POIDS d'albumen traité.	POIDS sec du même.	VOLUME de HCl employé.	ALBUMEN digéré p. 100.	POUVOIR réducteur du liquide.	MANNOSE p. 100 alb. sec.	DURÉE de l'hydrolyse.	POIDS du résidu.
	gr.	gr.	c.c.		gr.		h.	gr.
1	10	9,459	500	91,1	8,5	79,56	3,40	0,890
2	25	23,647	500	90,8	20,4	75,96	7	2,267
3	50	47,295	500	90,1	38,7	73,30	8	4,930
4	100	94,590	500	89,0	71,3	non dosé	8	10,970

Toutes ces hydrolyses ont été faites par ébullition dans un ballon surmonté d'un long tube, souvent agité, jusqu'à ce que le pouvoir réducteur du liquide ne varie plus.

Afin de s'en assurer, une prise était faite chaque heure dans le ballon, une goutte était portée au réfractomètre pour y lire l'indice de réfraction et servait, après neutralisation, à doser le sucre. Il est à remarquer que, dans ces conditions, le dosage de sucre manque un peu de précision. Par contre, le réfractomètre permet très bien de suivre l'opération. Voici (tableau V), à titre d'exemple, les mesures relatives aux hydrolyses *3* et *4*, qui ont été faites parallèlement, le même jour.

Je ne crois pas, en présence de ces résultats, qu'il soit possible de considérer, comme l'ont fait MM. Bourquelot et Hérissey, que dans une graine donnée, il existe des mannanes diversement condensées et ne s'hydrolysant que successivement, et surtout que certaines de ces mannanes ne s'hydrolysent que par la méthode de Braconnot-Flechsig.

Il semble plus conforme à la réalité de penser que les choses

---

(1) Voir Goret, *loc. cit.*

TABLEAU V

HYDROLYSE *3*			HYDROLYSE *4*		
TEMPS (Heures des mesures).	INDICE de réfraction.	POUVOIR réducteur total,	TEMPS (Heures des mesures).	INDICE de réfraction.	POUVOIR réducteur total.
Heures.		Gr.	Heures.		Gr.
8,25	Ébullition.	»	8,20	Ébullition.	»
10,25	1,3595	»	10,20	1,3655	»
11,25	1,3600	»	11,20	1,3675	»
12,35	1,3615	»	12,30	1,3725	»
13,25	1,3620	»	13,20	1,3730	»
14,25	1,3625	39,2	14,20	1,3740	74,5
15,25	1,3625	40,3	15,20	1,3740	76,7
16,25	1,3625	38,7	16,20	1,3740	71,4
Arrêté l'opération.			*Arrêté l'opération.*		

se passent de la façon suivante : la poudre de corozzo est formée, même après le broyage le plus énergique, de petits grains.

L'acide attaque ces grains sur toute leur surface et il est vraisemblable que l'hydrate d'albumen ainsi formé protège le noyau central contre l'action de l'acide, jusqu'à ce qu'il soit entièrement dissous. L'attaque ne peut donc se produire que de proche en proche et par conséquent lentement. Ceci explique que le temps joue un rôle important dans l'obtention de bons rendements.

D'autre part, si une grande masse de poudre d'albumen nage dans une petite quantité de liquide, les grains, retombant toujours les uns sur les autres, ne seront pas constamment baignés par le liquide hydrolysant.

Au contraire, lorsque le liquide est abondant et surtout la poudre en petite quantité, celle-ci est constamment agitée par le mouvement du liquide en ébullition. Ceci expliquerait pourquoi on a de mauvais rendements lorsque, la quantité d'acide restant constante, on augmente la quantité d'albumen.

J'ajouterai, pour clore ce chapitre, que les essais que j'ai faits pour déceler la présence soit de galactanes par attaque directe de l'albumen, soit de galactose dans les produits d'hydrolyse, m'ont toujours donné des résultats négatifs.

CHAPITRE IV

Phœnix dactylifera L.

§ 1. — Composition de l'albumen.

Un lot de 1 kilogramme de graines a été partagé en deux moitiés de 500 grammes chaque. La première moitié a servi à faire l'étude de l'albumen non germé, la seconde à faire un essai de germination.

Le lot de graines destiné à l'analyse a été broyé à l'aide d'un broyeur à cylindres de granit, le broyage était ensuite terminé au moulin.

Matière sèche. — *Cendres.* — 500 grammes de graines contenant 454^{gr},3 de matière sèche et 7^{gr},6 de cendres. (Le dosage de l'humidité et des cendres a été fait sur 0^{gr},96 de matière fraîche.)

Extrait alcoolique. — La poudre obtenue comme il a été dit plus haut a été placée dans une allonge et épuisée, par déplacement, par 500 centimètres cubes d'eau portée préalablement à la température de 50° C. environ.

Le liquide obtenu a été concentré dans le vide, en présence de craie et évaporé ainsi à sirop épais. Ce sirop a été repris par 1 litre d'alcool à 95°. L'alcool a été plus tard décanté, et le précipité, peu abondant, lavé avec 130 centimètres cubes d'alcool bouillant. Les alcools réunis et évaporés ont donné un sirop qui pesait 22 grammes.

Dans deux prises de 1 gramme de ce sirop, le pouvoir réducteur a été dosé, dans la première prise, dans une solution aqueuse du sirop et, dans la seconde, dans une solution aqueuse du même sirop, préalablement interverti par l'acide chlorhydrique (procédé Clerget).

Pouvoir réducteur (ramené à 500 grammes de graines).

1° Sirop dissous dans l'eau, 4^{gr},627 ;

2° Sirop interverti, 11^{gr},968.

Ni avant, ni après interversion, il n'a été possible de déceler du mannose dans le sirop alcoolique.

Par contre, le sirop non interverti contient du glucose (1) dont la quantité croît après interversion, ce qui ne saurait surprendre, les graines de Palmiers contenant du saccharose (2).

Partie insoluble de l'albumen. — Cette étude a été faite sur 25 grammes de la poudre d'albumen, provenant de la préparation de l'extrait alcoolique, et qui avait été séchée à 50°.

Cet albumen a été hydrolysé de la même façon que l'albumen de *Phytelephas* jusqu'à pouvoir réducteur constant (18 heures), par 1 litre d'acide chlorhydrique à 5 p. 100.

Le pouvoir réducteur du liquide représentait alors (pour 500 grammes de graines), 194^{gr},2.

La recherche du mannose a été faite sur une petite portion du liquide d'hydrolyse, à l'aide de l'acétate de phénylhydrazine à froid.

Le précipité obtenu, lavé et séché, représentait (pour 500 grammes de graines), 146^{gr},2 de mannose. Les eaux mères du précipité de mannosehydrazone, chauffées avec un excès d'acétate de phénylhydrazine, ont donné un précipité de dextrosazone qui pesait (ramené à 500 grammes de graines) 6^{gr},9.

Enfin, il n'a pas été possible de déceler dans le produit d'hydrolyse, après attaque par l'acide nitrique de densité 1,2, de galactose sous forme d'acide mucique.

Le résidu de cette première opération a été introduit dans un ballon avec 300 centimètres cubes d'acide chlorhydrique à 5 p. 100 et hydrolysé jusqu'à pouvoir réducteur constant (13 heures).

Ce pouvoir réducteur représentait, pour 500 grammes de graines fraîches, 34^{gr},5 de sucre.

Le résidu a été hydrolysé dans les mêmes conditions par 300 centimètres cubes d'acide chlorhydrique à 5 p. 100.

Le pouvoir réducteur de ce nouveau liquide d'hydrolyse représentait 3 grammes (pour 500 grammes de graines fraîches).

Les liquides provenant de ces deux hydrolyses contenaient peu de mannose et du glucose. Le résidu ayant résisté à l'action de ces acides pesait, sec, 4^{gr},7, l'hydrolyse avait donc détruit les 4/5^{e} de la substance initiale.

---

(1) Caractérisé par son osazone.

(2) Liénard, *loc. cit.*

Ce résidu a été additionné de 250 centimètres cubes de HCl à 15 p. 100 et hydrolysé pendant 24 heures. Le pouvoir réducteur du liquide, ramené à 500 grammes de graines fraîches, représentait 5^{gr},1 de sucre.

Il n'y avait dans le liquide que du glucose. Toutes les mannanes avaient donc été hydrolysées par l'acide chlorhydrique à 5 p. 100.

Enfin, le résidu de toutes ces opérations a été dissous dans l'acide sulfurique pur, repris après 24 heures par l'eau, et bouilli pendant 2 heures.

Après neutralisation, le pouvoir réducteur représentait 0^{gr},449, soit, pour 500 grammes de graines, 7^{gr},75.

Ce liquide a été concentré à 100 centimètres cubes. L'acétate de phénylhydrazine à froid n'y a pas produit de précipité. A chaud, il s'est formé un abondant dépôt de dextrosazone.

Nous sommes donc, au sujet de l'albumen du Dattier, amené aux mêmes conclusions que celles que nous avons tirées de l'étude de l'albumen de *Phytelephas*. Il se compose de mannanes entièrement hydrolysables par les acides minéraux faibles.

Ces mannanes sont, ici, accompagnées de dextranes, puisque dans les produits d'hydrolyse on a pu toujours, à côté du mannose, déceler la présence du glucose. Par contre, tous les essais faits en vue de la recherche du galactose ou des galactanes sont restés sans succès.

Ce résultat est intéressant, car chez le *Phœnix canariensis* Hort., qui est très voisin du Dattier, ces galactanes existent en faible proportion, ainsi que l'ont montré MM. Bourquelot et Hérissey (1), et que j'ai eu moi-même l'occasion de le constater.

§ 2. — **Germination.**

Le second lot de graines a été mis à germer, après stratification, entre deux feuilles de coton hydrophile imbibées d'eau, à l'étuve à 37°. Après 11 jours, les germinations avaient atteint 5 ou 6 centimètres de longueur.

J'ai, à ce moment, séparé, d'une part, les germinations et les cotylédons, et, d'autre part, l'albumen restant.

---

(1) Bourquelot et Hérissey, *Sur la composition de l'albumen de la graine*, etc. (ouvrage cité).

Les germinations pesaient 835 grammes, se décomposant ainsi :

Albumen	690 grammes.
Plantules	145 —

D'autre part, l'albumen ne contenait plus que 317 grammes de matière sèche.

Extrait alcoolique. — L'extrait alcoolique a été préparé comme celui de l'albumen non germé.

Dissous dans l'eau, il présentait, avant ou après hydrolyse, un même pouvoir réducteur, $6^{gr},536$ (ramené à 500 grammes de graines non germées).

D'autre part, ce sirop contient en abondance du glucose, qui a été caractérisé par son osazone. Il ne contient pas trace de mannose ni avant, ni après hydrolyse.

Ainsi donc, il n'existe ici, ni dans la graine au repos ni dans la graine germée, de substance soluble dans l'eau et l'alcool, et donnant du mannose par une hydrolyse très ménagée.

D'autre part, les graines germées contiennent du sucre réducteur en plus grande quantité que les graines non germées. Mais, par contre, celles-ci en donnent plus par une hydrolyse très faible parce que, ainsi que l'a montré Liénard (1) pour d'autres espèces, elles contiennent du saccharose.

§ 3. — **Essais d'isomérisation.**

On peut se demander quelle est la source du glucose que l'on trouve dans les graines de Dattier en germination. Il peut évidemment provenir, soit de l'interversion du saccharose de la graine au repos, soit de l'hydrolyse des dextranes qui se trouvent dans l'albumen ; mais on est étonné de le trouver si abondamment, alors que le mannose qui se produit disparaît si vite que l'on n'en trouve pas trace. N'est-il pas permis de penser que le mannose se transforme en glucose, par isomérisation, au fur et à mesure de sa production.

Un essai de vérification de cette hypothèse a été tenté.

---

(1) Liénard, *loc. cit.*

Première série d'expériences. — Les mélanges suivants ont été préparés :

TABLEAU VI

EXPÉRIENCES.	A	B
Cotylédons broyés	8gr,5	8gr,5
Sable ayant servi au broyage	2 à 3 grammes	2 à 3 grammes
Eau	10 centim. cubes Bouilli.	10 centim. cubes Non bouilli.
Mannose pur	0gr,2	0gr,2
Chloroforme	saturation	saturation

Ces mélanges sont restés 2 jours à l'étuve à 30° C. Au bout de ce temps, chacun d'eux a été filtré à la trompe, lavé et essoré.

Le filtrat, filtré à nouveau, mais cette fois sans trompe, a été ainsi débarrassé de la majeure partie du chloroforme, qui a été lavé sur le filtre. Enfin, les dernières traces de ce réactif ont été chassées par une chauffe légère au bain-marie. La réaction de chaque liquide était légèrement acide. Ils ont été respectivement amenés à 50 centimètres cubes; 5 centimètres cubes servaient à doser le pouvoir réducteur et les 45 restants étaient évaporés doucement au bain-marie jusqu'à un volume de 5 centimètres cubes. Le dosage du mannose était effectué sur ces 5 centimètres cubes.

Voici quels sont les chiffres obtenus :

TABLEAU VII

EXPÉRIENCES.	A	B
	Grammes.	Grammes.
Pouvoir réducteur (total)	0,3743	0,7965
Mannosehydrazone (obtenue)	0,2553	0,2725

Ces chiffres montrent clairement que, dans ces conditions aucune isomérisation ne s'est produite.

L'augmentation du pouvoir réducteur dans le mélange B est due à la saccharification de l'amidon des cotylédons.

Deuxième série d'expériences. — On a préparé les mélanges suivants (tableau VIII) :

Tableau VIII

Expériences.	A	B
Albumen de graines ayant germé, imprégné de diastase...........	5 gr.	5 gr.
Eau...........................	5 c. c.	5 c.c.
	Non bouilli.	Non bouilli.
Mannose pur....................	$0^{gr},2$	0
Chloroforme....................	A saturation.	A saturation.

Ces mélanges, après un séjour de 4 jours à l'étuve à 30°, ont été traités comme ceux de l'expérience précédente.

On a obtenu, après étude des liquides, les chiffres suivants (tableau IX) :

Tableau IX

Expériences.	A	B
	Grammes.	Grammes.
Pouvoir réducteur (total).........	0,309	0,115
Mannosehydrazone (obtenue).....	0,383	0,077

Si l'on considère, d'une part, que le pouvoir réducteur total trouvé dans l'expérience A représente environ la somme du pouvoir réducteur trouvé en B, et du pouvoir réducteur de $0^{gr},200$ de mannose ajouté, et, d'autre part, que le poids de mannosehydrazone trouvé en A représente environ la somme du poids de mannosehydrazone trouvé en B et du poids théorique de la mannosehydrazone fournie par les 45/50 de $0^{gr},2$ de mannose, on peut en conclure que cette expérience, pas plus que la précédente, m'a donné des résultats positifs et que, dans les conditions où j'ai opéré, aucune isomérisation ne se produit.

Les liquides contenaient également du glucose, mais en très faible proportion.

CHAPITRE V

Borassus flabelliformis L.

§ 1. — **Albumen non germé.**

Cette étude n'a pu être faite que sur une seule graine dont l'albumen, après broyage, pesait 118 grammes ; 82 grammes ont été mis dans une allonge et épuisés, par déplacement, par 1 litre d'eau portée préalablement à la température de 55° C.

Cette liqueur a été concentrée à sirop épais dans le vide en présence de craie et l'extrait additionné de 300 centimètres cubes d'alcool à 96°. La solution alcoolique, évaporée, a donné $3^{gr},210$ de sirop. Le pouvoir réducteur, dosé sur $0^{gr},5$ de ce sirop, était égal, pour le tout, à $0^{gr},321$ (en glucose).

Le reste du sirop, soit $2^{gr},7$ a été dissous dans 12 centimètres cubes d'eau distillée et placé à la glacière après addition d'une quantité convenable d'acétate de phénylhydrazine. Il ne s'est pas produit de précipité.

§ 2. — **Germination.**

Des graines de même provenance que le première ont été semées dans l'une des serres du Muséum, où elles ont germé au bout de plusieurs mois. Le cotylédon était déjà très gros, et de saveur très sucrée, lorsque ces germinations ont été déterrées.

Les graines ont été ouvertes, et l'albumen, de même que la partie incluse des cotylédons, ont été pressés ensemble dans une petite presse à main, après avoir été, au préalable, réduits en très petits fragments.

J'ai obtenu ainsi 20 centimètres cube environ du jus, dont 26 ont été employés en vue d'une autre recherche.

Les 3 centimètres cubes (environ) restants, traités par l'acétate de phénylhydrazine à froid, ont donné un précipité qui, lavé à l'eau froide et à l'alcool, pesait $0^{gr},07$.

En présence de ce résultat, les fragments de cotylédons et d'albumen restés dons la presse ont été, par deux fois successives, délayés dans leur poids d'eau et pressés.

Les liquides réunis ont été déféqués (sous-acétate de Pb et H^2S), puis concentrés à 100 centimètres cubes environ et filtrés; le pouvoir réducteur total représentait 1^{gr},63 (en glucose).

Additionnée d'acétate de phénylhydrazine à froid, cette solution a donné un précipité qui, repris après une heure, lavé à l'eau froide, à l'alcool, puis séché, pesait 1^{gr},01. Les caractères que présentaient ces deux précipités sont comparés, dans le tableau ci-contre, avec les propriétés de la mannosekydrazone pure.

	MANNOSE hydrazone pure.	PRÉCIPITÉ obtenu directement du jus exprimé.	PRÉCIPITÉ obtenu des eaux de lavage déféquées.	OBSERVATIONS.
Poids	»	0^{gr},07	1^{gr},01	Points de fusion instantanés déterminés par la méthode de M. G. Bertrand.
Point de fusion instantané	220°	218°	219°	
Liqueur de Fehling à chaud	Réduite.	Réduite.	Réduite.	Azote dosé à l'état d'ammon. après décomposition de la mat. par la chaux sodée.
Phénylhydrazine à chaud	Osazone peu soluble dans l'alcool méthylique et fond. à 230°.	Non essayée.	Osazone peu soluble dans l'alcool méthylique et fond. à 230°.	Températures en degrés centigrade.
Teneur en azote :				
1. Théorique	10,30 p. 100	»	»	
2. Trouvée (sur 0^{g},5 de mat. sèche)	0^{gr},05151	Non dosée.	0^{gr},05098	
3. Pour 100 (calculé)	10,30	»	10,19 p. 100	

Ainsi, les graines de *Borassus flabelliformis* en germination, présentent donc cette particularité qu'il est possible d'y trouver, en quantités notables, du mannose (1).

---

(1) C.-L. Gatin, *Contribution à l'étude chimique de la germination du* Borassus flabelliformis *L.* (Bull. Soc. Bot. de France, 1905, 4^{e} série, t. V, p. 558-561, 1 figure).

CHAPITRE VI

CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE

Des quelques recherches qui viennent d'être exposées ici, il est permis de tirer un certain nombre de conclusions.

1° Si l'on ne peut nier que des graines différentes puissent posséder, comme réserve, des mannanes de condensation également différentes, surtout si l'on considère des familles autres que celle des Palmiers, il semble par contre que, dans une même graine, ces mannanes soient sensiblement au même degré de condensation.

Le diversité de condensation des mannanes d'une même graine, affirmée par certains auteurs, semble une apparence due surtout à la nature des procédés d'hydrolyse employés ;

2° Nous avons mis pour la première fois en évidence la présence de mannose dans une graine à albumen corné à germination (*Borassus flabelliformez*).

3° Dans la graine non germée de *Phytelephas macrocarpa*, il existe une substance, soluble dans l'eau et l'alcool, capable de donner, par hydrolyse, du mannose.

Ceci nous laisse espérer qu'il soit possible un jour d'isoler un sucre du groupe des saccharoses qui, dans les procès d'hydratation des mannanes, serait un intermédiaire entre celles-ci et le mannose.

4° Nous avons montré, dans les graines de Dattier en germination, la présence constante, non pas du mannose, toujours absent, mais de dextrose. L'isomérisation en glucose, du mannose, au fur et à mesure de sa formation sous l'influence des diastases de la graine en germination, expliquerait ce fait. Les essais qui ont été tentés n'ont donné jusqu'ici aucun résultat.

5° Il convient de remarquer quelles différences chimiques existent entre des graines en apparence si voisines : c'est ainsi que les galactanes, qui se trouvent dans les graines du *Phœnix canariensis*, ne se trouvent plus dans celles du *Phœnix dacty-*

lifera, qui en est si voisin, que le mannose libre ne se trouve que chez le *Borassus* et qu'enfin, jusqu'ici, je n'ai trouvé de substance soluble dans l'alcool et donnant du mannose par hydro lyse, que chez le *Phytelephas*.

Ces variations nous permettent de penser qu'il existe également, parmi ces graines, une grande variété dans la nature des diastases qui entrent en jeu au moment de la germination.

C'est ainsi que cela a lieu chez les graines amylacées : certaines, l'Orge germée, par exemple, contenant seulement de l'amylase, alors que d'autres, comme le Maïs, contiennent de la maltase.

De ceci, nous pouvons tirer cet enseignement, qu'il serai imprudent de généraliser à tout un groupe les résultats obtenus sur une espèce.

6° Le désaccord entre les résultats de Schultze (1) et les miens, au sujet de la présence de galactanes dans les graines de *Phytelephas macrocarpa* et celles de *Phœnix dactylifera*, tient vraisemblablement à ce que cet auteur a pesé comme acide mucique de l'oxalate de calcium, qu'il n'a pas pris soin d'éliminer, ainsi que je l'ai indiqué en exposant mes méthodes de recherches. Cela est d'autant plus probable que Schultze ne donne pas les constantes physiques de l'acide mucique qu'il a obtenu.

---

(1) Schultze, *loc. cit.*

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1. — Coupe longitudinale dans un embryon d'*Archontophœnix Alexandræ*. G = 136. La figure montre l'extrémité radiculaire de l'embryon. (Texte, pages 218, 219.)

Fig. 2. — Coupe longitudinale dans un embryon de *Phœnix canariensis*. G = 130. Extrémité radiculaire. On voit, en haut à gauche, un faisceau du cotylédon se recourbant sous la gemmule et au-dessus de la radicule. (Texte, page 222.)

PLANCHE II

Fig. 1 et 2. — Coupes transversales dans le cotylédon d'une germination de *Phœnix canariensis*; 1, dans un embryon au début de la germination ; 2, dans une germination plus âgée à la même hauteur. G = 150. Le nombre des assises de cellules comprises entre l'épiderme et les faisceaux n'a pas augmenté. (Texte, page 233.)

PLANCHE III

Fig. 1 et 2. — Coupes longitudinales dans le cotylédon de l'*Archontophœnix Cunninghamiana*; 1, dans un embryon ; 2, dans une germination. G = 222. Les deux figures représentent la pointe du cotylédon. (Texte, pages 215, 233.)

PLANCHE IV

Fig. 1. — Embryon d'*Archontophœnix Cuninghamiana* germant. On voit la gemmule et la radicule de la jeune plante complètement incluses dans le tissu cotylédonaire. (Texte, page 234.)

Fig. 2. — Extrémité radiculaire du même, bien plus grossie. Vers le bas, trace du suspenseur formée par quelques cellules peu allongées et à parois très épaissies. (Texte, page 234.)

PLANCHE V

Fig. 1. — Embryon de *Phœnix rupicola* au début de la germination. G = 115. Le méristème extérieur au cylindre central de la radicule commence à se diviser, par des cloisonnements, en une région interne (donnant une partie de l'écorce), et une région externe (donnant la coiffe). (Texte, pages 236, 244.)

Fig. 2. — Radicule d'un embryon de *Phœnix canariensis* germant. G = 115. On voit nettement l'individualisation de la coiffe, de l'écorce et du cylindre central. (Texte, page 236.)

PLANCHE VI

Fig. 1. — Coupe longitudinale de la première racine latérale d'une germination d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. La racine mère est la première racine, coupée ici transversalement. La racine latérale digère le tissu qui la sépare de l'extérieur. (Texte, page 239.)

Fig. 2. — Coupe longitudinale dans une germination d'*Archontophœnix Cunninghamiana* montrant le bourgeon entouré par la ligule en voie de formation. (Texte, page 238.)

PLANCHE VII

Fig. 1. — Cotylédon de *Brahea filamentosa*. Coupe transversale dans un embryon. G = 212.

Fig. 2. — Coupe transversale dans le cotylédon d'une germination âgée de *Brahea filamentosa*, à la même hauteur. G = 212. Le nombre des assises de cellules comprises entre l'épiderme et les faisceaux n'a pas augmenté. (Texte, page 257.)

PLANCHE VIII

Fig. 1. — Coupe longitudinale dans un embryon de *Corypha australis*. G = 147. (Texte, page 250.)

Fig. 2. — Coupe longitudinale dans l'extrémité radiculaire d'un embryon de *Calamus sp.* (Sikkim), au début de la germination. G = 166. On voit nettement la limite de l'écorce et celle du cylindre central. (Texte, page 263.)

PLANCHE IX

Fig. 1. — Coupe longitudinale dans l'extrémité radiculaire d'un embryon de *Calamus Cinnamomeus*. G = 178. Le cylindre central est seul différencié. La trace du suspenseur est masquée par un morceau déchiré de la préparation. (Texte, page 260.)

Fig. 2. — Le même embryon germant (coupe dans le bourrelet cotylédonaire). G = 178. La radicule s'est complètement individualisée à l'intérieur du bourrelet cotylédonaire, qu'elle digère. (Texte, page 261.)

PLANCHE X

Fig. 1. — Coupe longitudinale dans un embryon de *Pinanga patula*. G = 127. Le cylindre central seul de la radicule est différencié. (Texte, page 269).

Fig. 2. — Embryon germant de *Pinanga Kuhlii*. Coupe longitudinale de l'extrémité radiculaire. G = 144. La première racine, complètement individualisée dans l'intérieur du cotylédon, s'en échappe par digestion. La coiffe est l'assise qui est déchirée sur la figure. (Texte, page 271.)

PLANCHE XI

Fig. 1. — Coupe longitudinale dans un embryon d'*Areca triandra* montrant l'extrémité radiculaire, très peu différenciée. G = 142. (Texte, page 272.)

Fig. 2. — Coupe longitudinale dans l'extrémité radiculaire d'un embryon d'*Areca rubra*. G = 237. (Texte, page 273.)

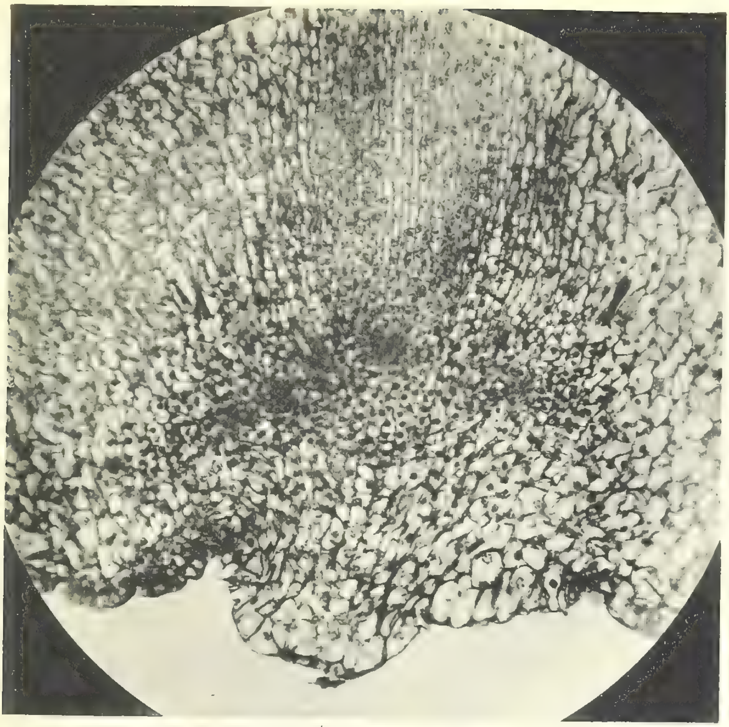


Fig. 1

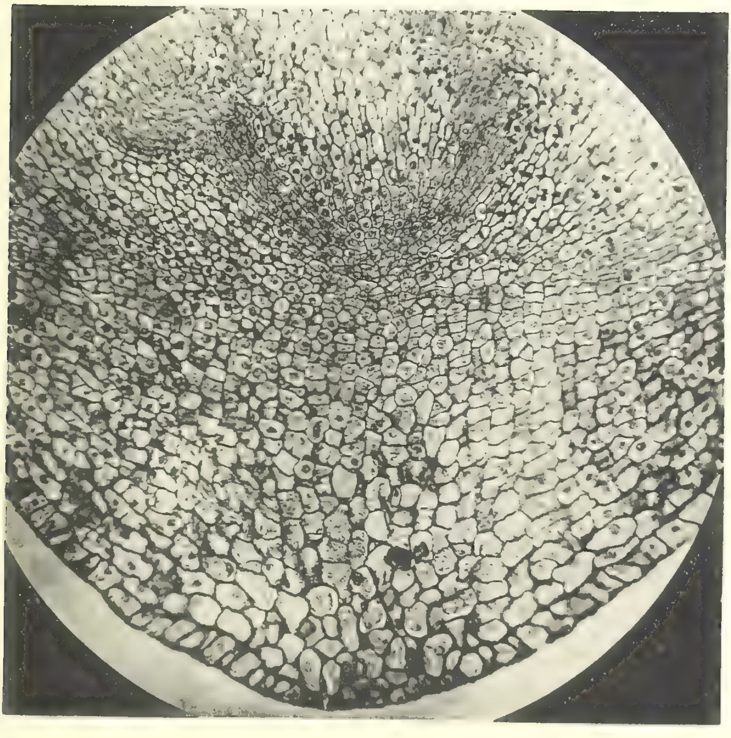


Fig. 2

Archontophœnix Cunninghamiana W. et Dr.
Phœnix canariensis Hort.

Masson & Cie, Éditeurs

BRITISH MUSEUM NATURAL HISTORY

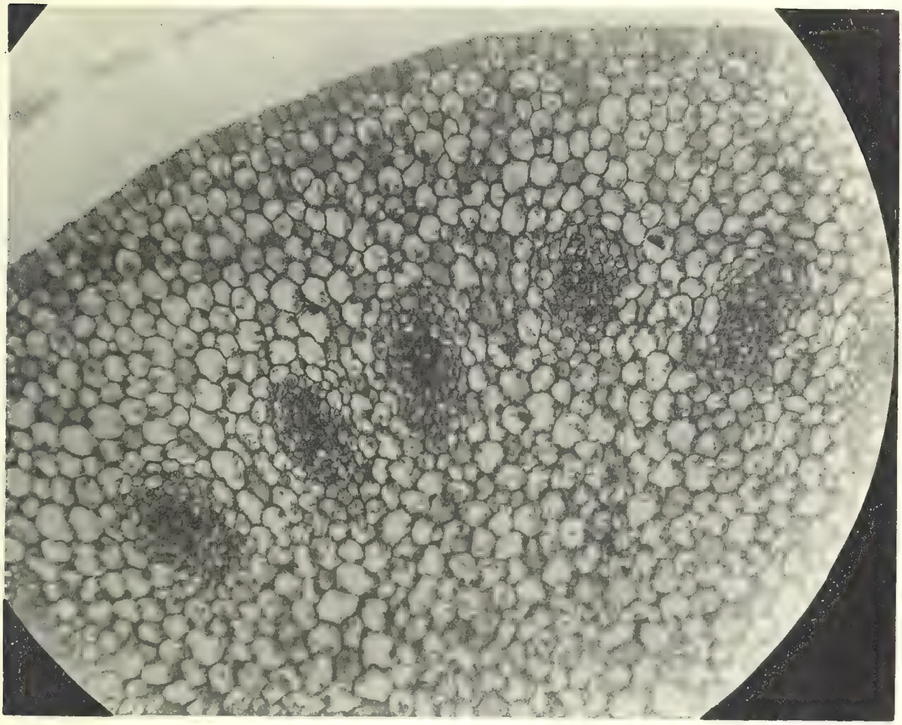


Fig. 1

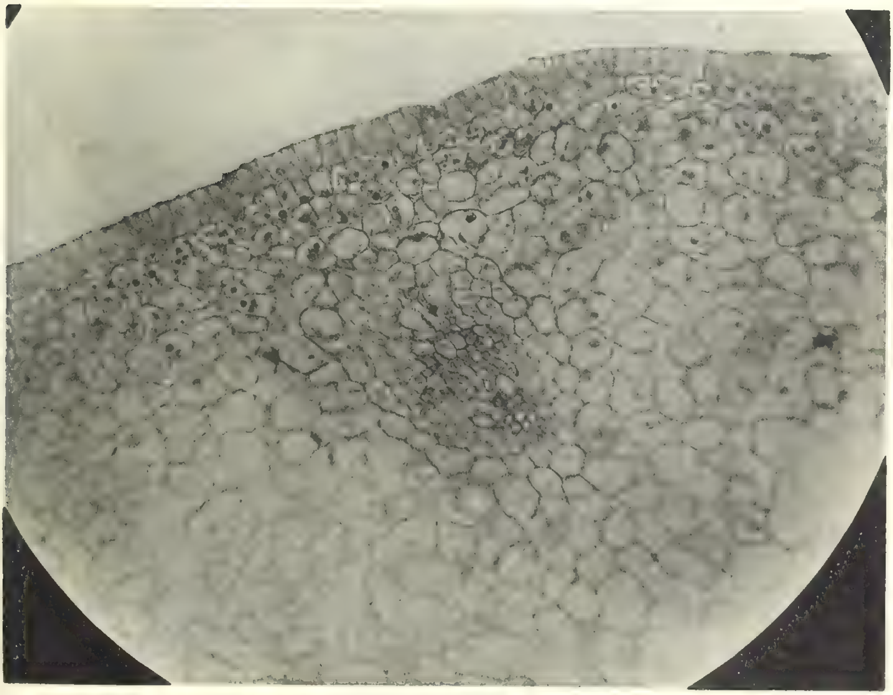


Fig. 2

Phœnix canariensis Hort.

Masson & Cie, Éditeurs

BRITISH MUSEUM
E D
NATURAL HISTORY

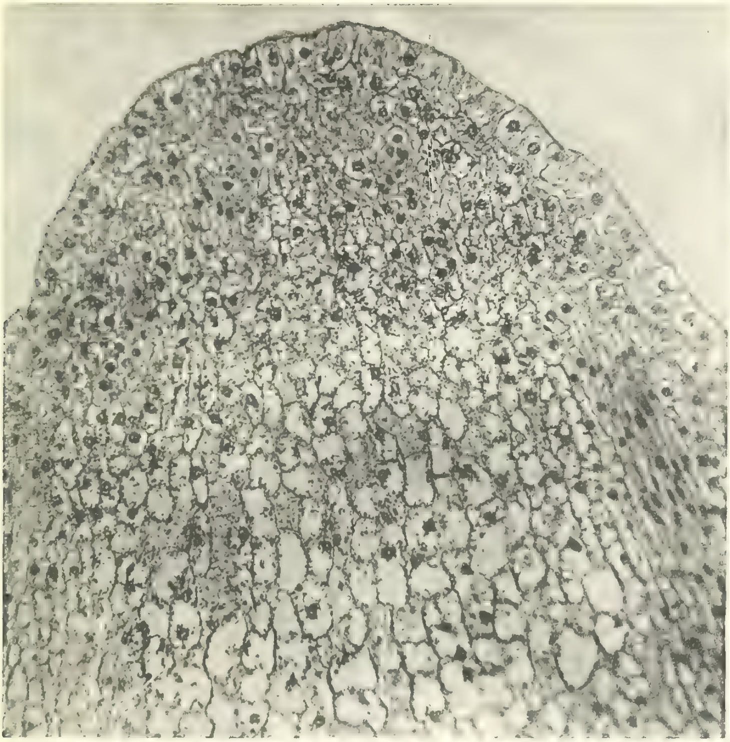


Fig. 1

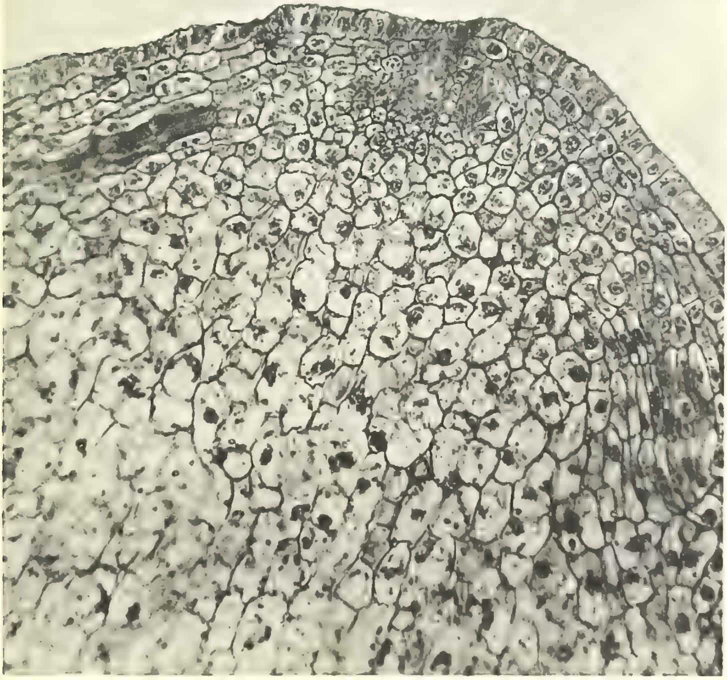


Fig. 2

Archontophœnix Cunninghamiana W. et Dr.

Masson & Cie, Editeurs

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY

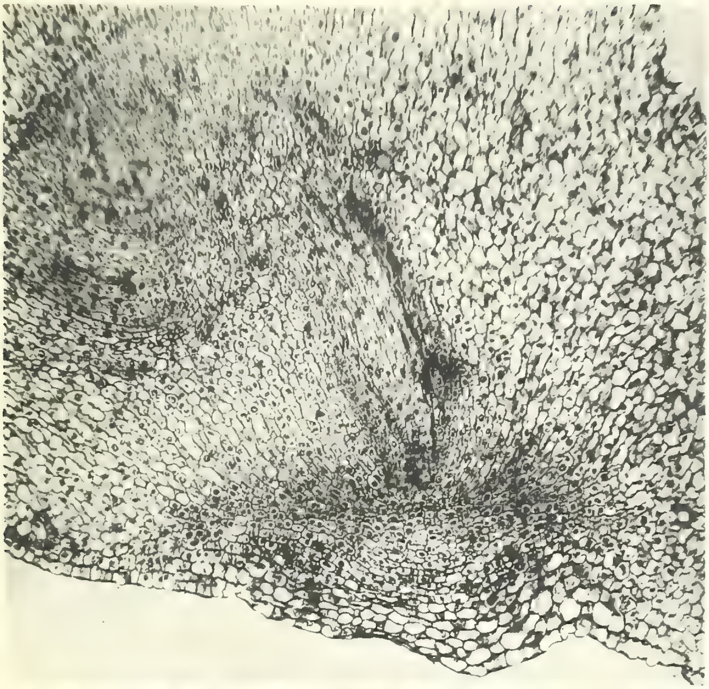


Fig. 1

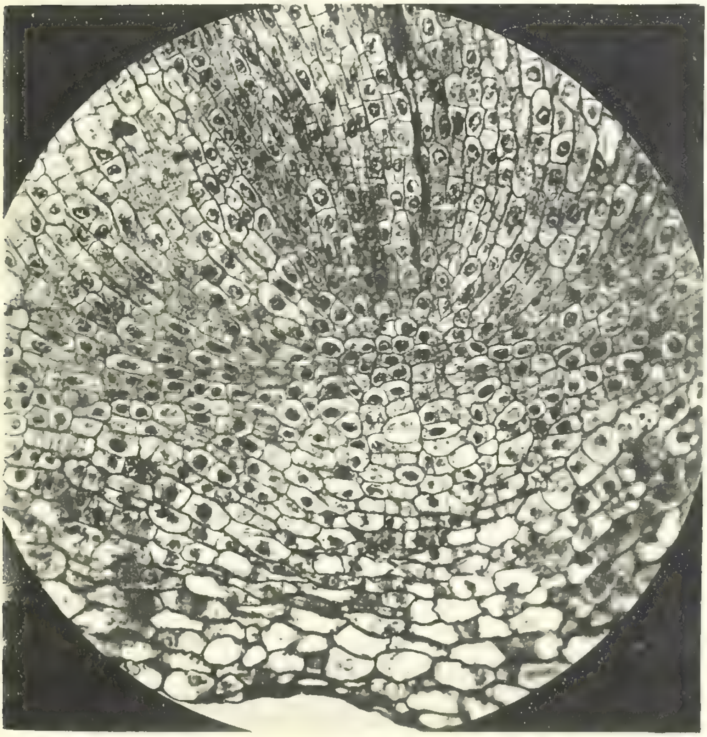


Fig. 2

Archontophœnix Cunninghamiana W. et Dr.

Masson & Cie, Éditeurs

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY

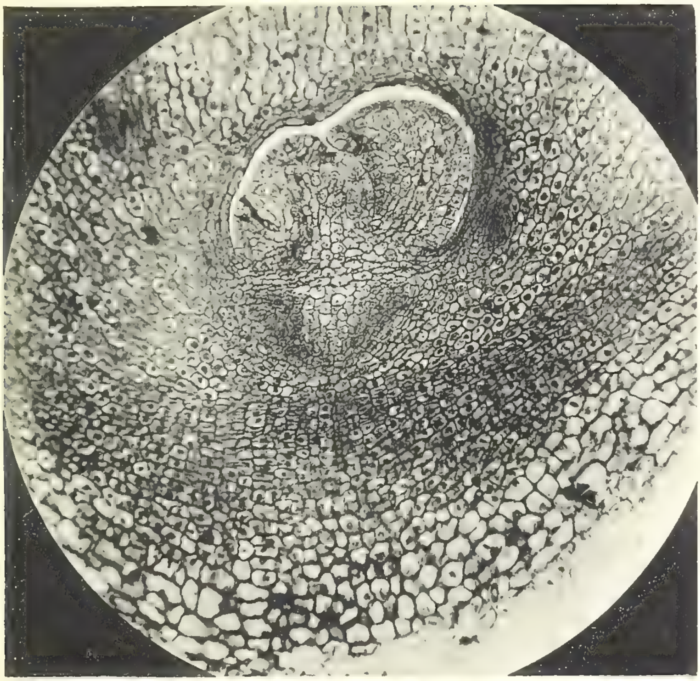


Fig. 1

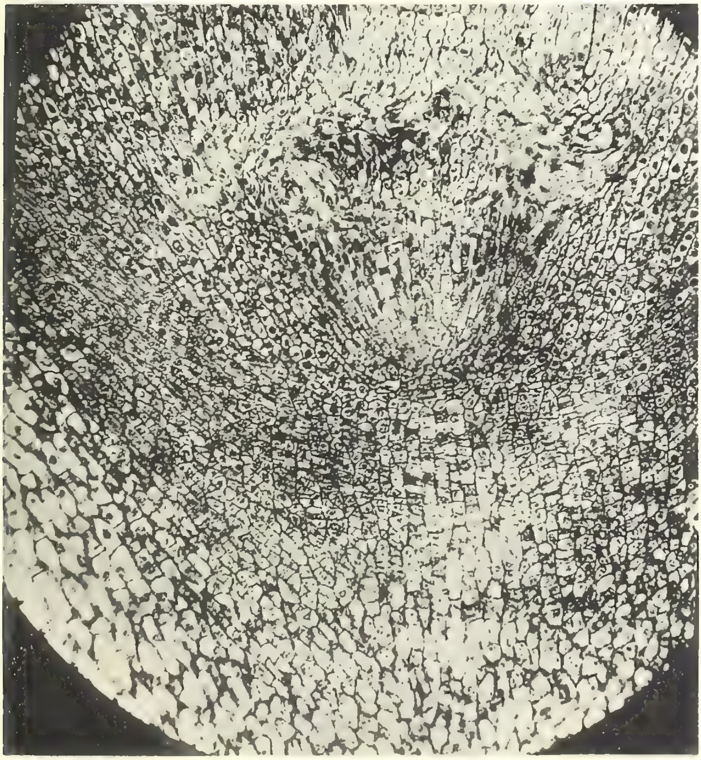


Fig. 2

Phœnix rupicola R. Anders.
Archontophœnix Cunninghamiana W. et Dr.

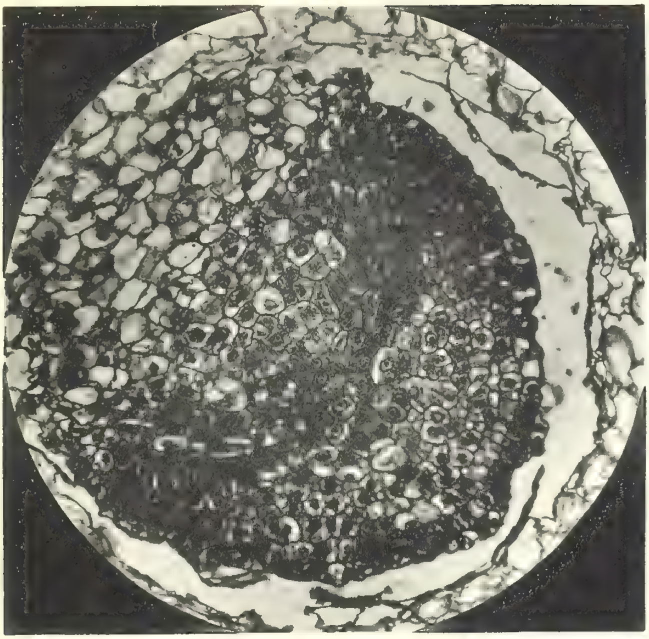


Fig. 1

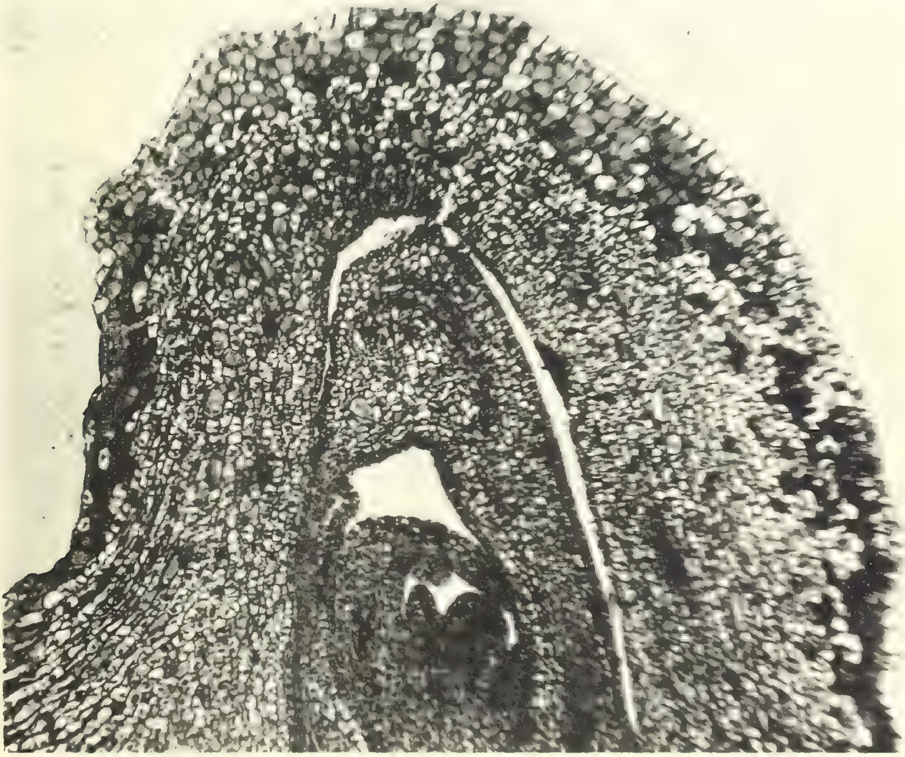


Fig. 2

Archontophœnix Cunninghamiana W. et Dr

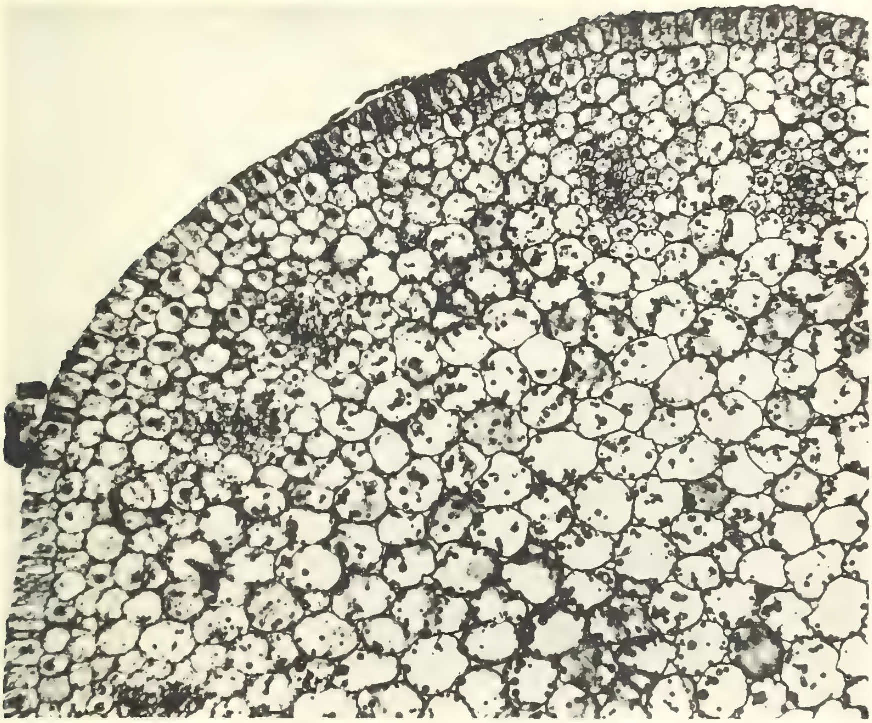


Fig. 1

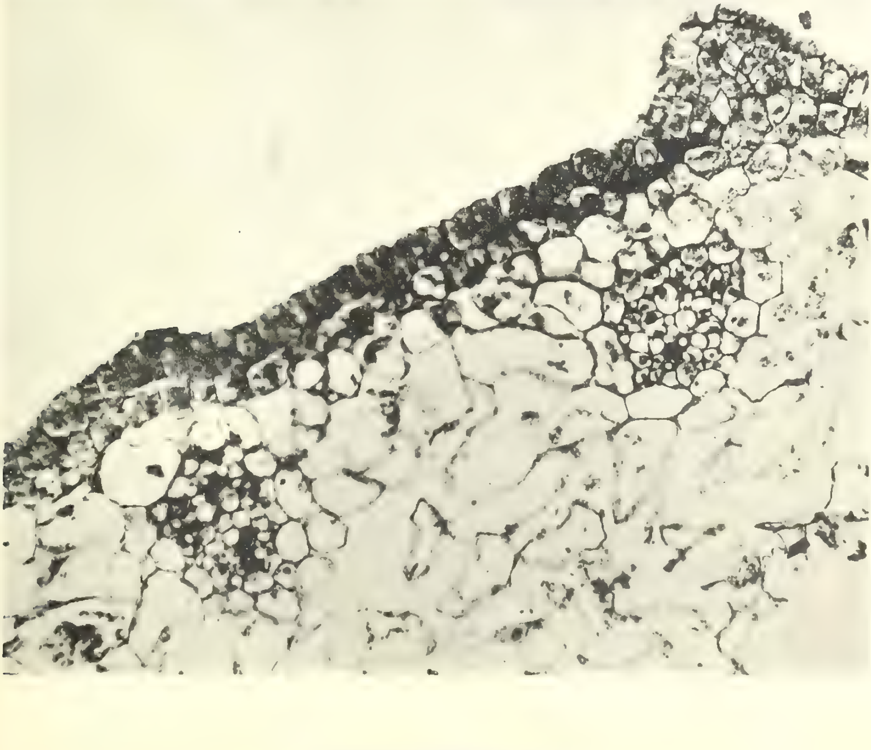


Fig. 2

Brahea filamentosa Hort.

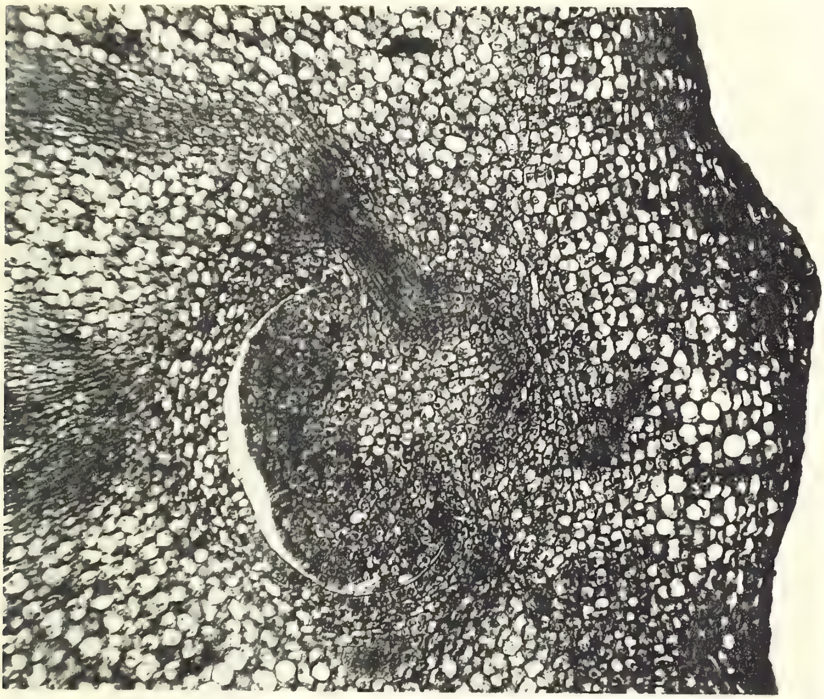


Fig. 1

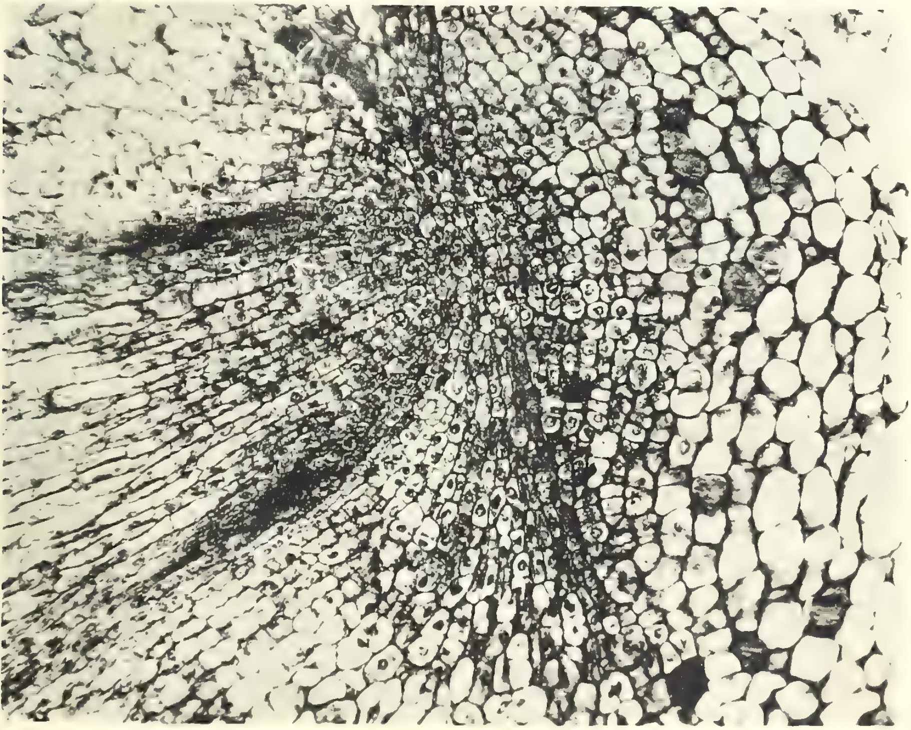


Fig. 2

Livistona australis Mart.
Calamus sp. (Sikkim).

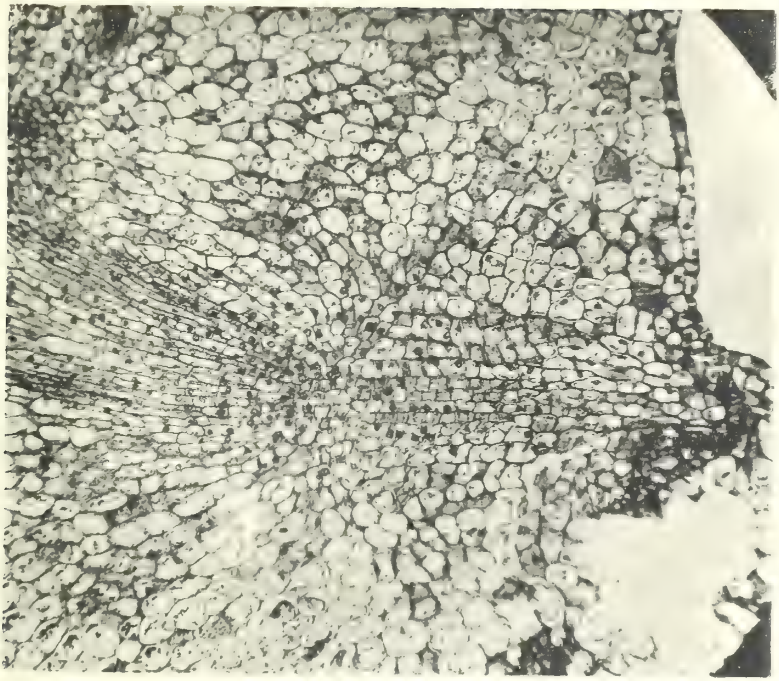


Fig. 1

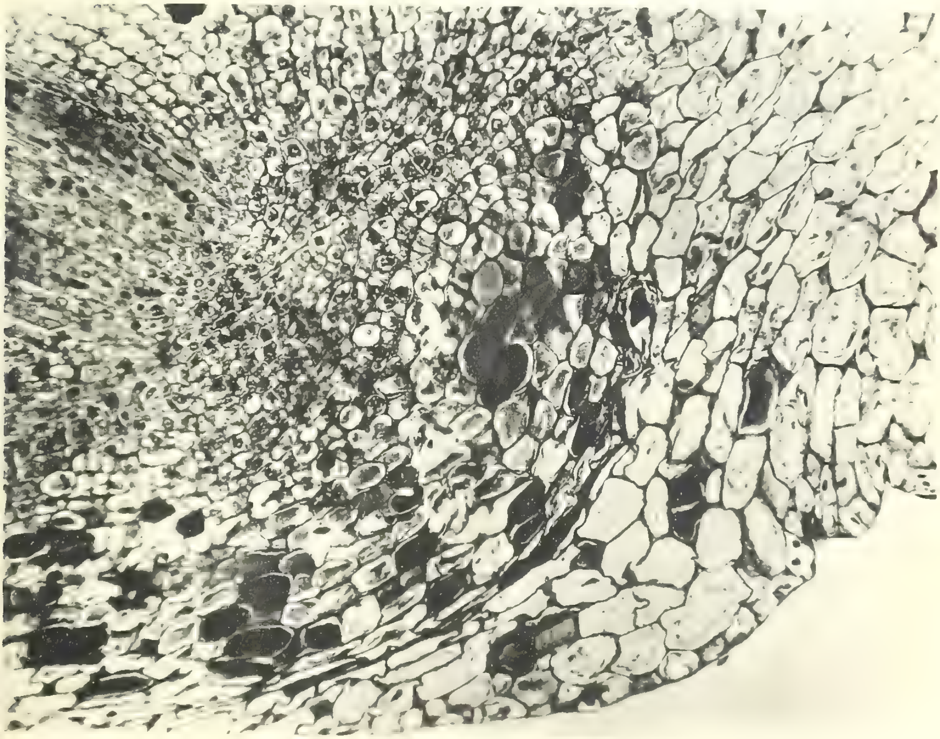


Fig. 2

Calamus cinnamomeus.

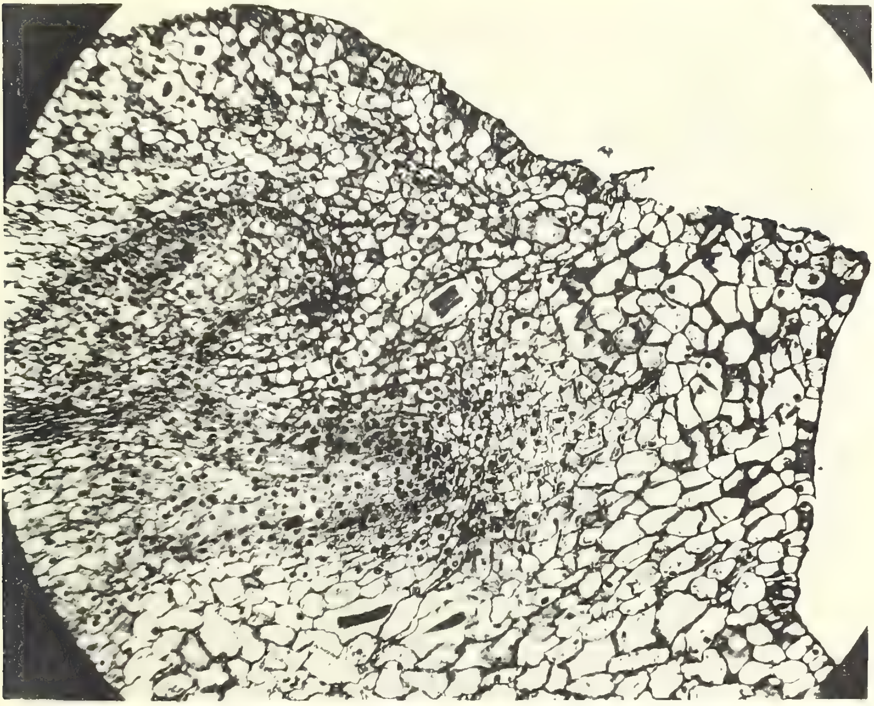


Fig. 1

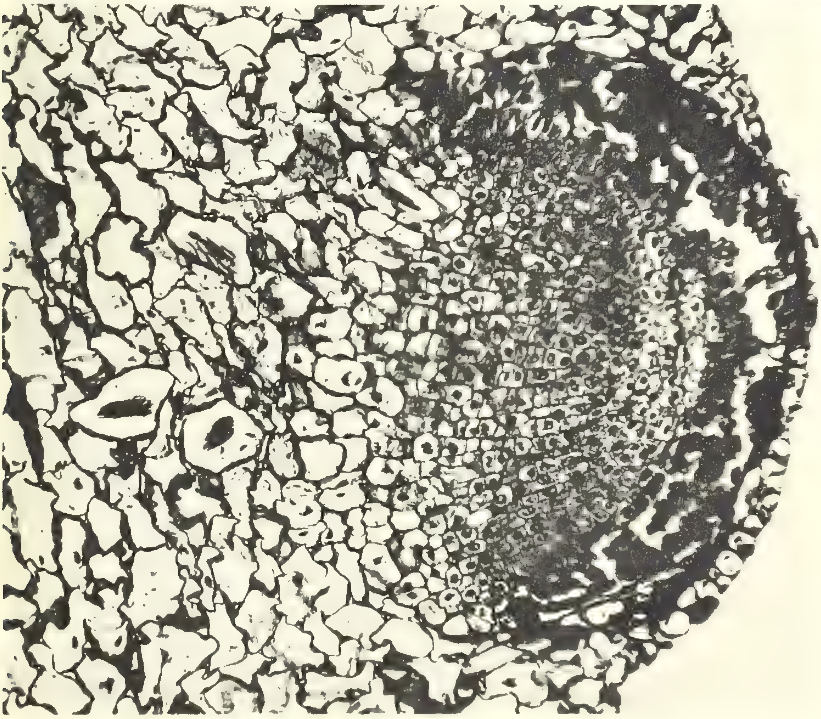


Fig. 2

Pinanga patula Bl.
Pinanga kuhlii Bl.

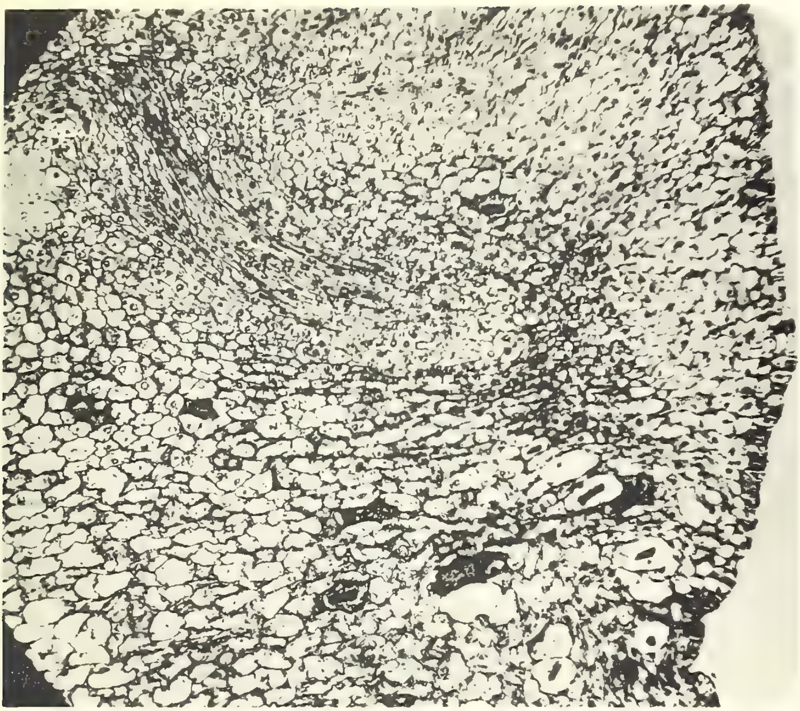


Fig. 1

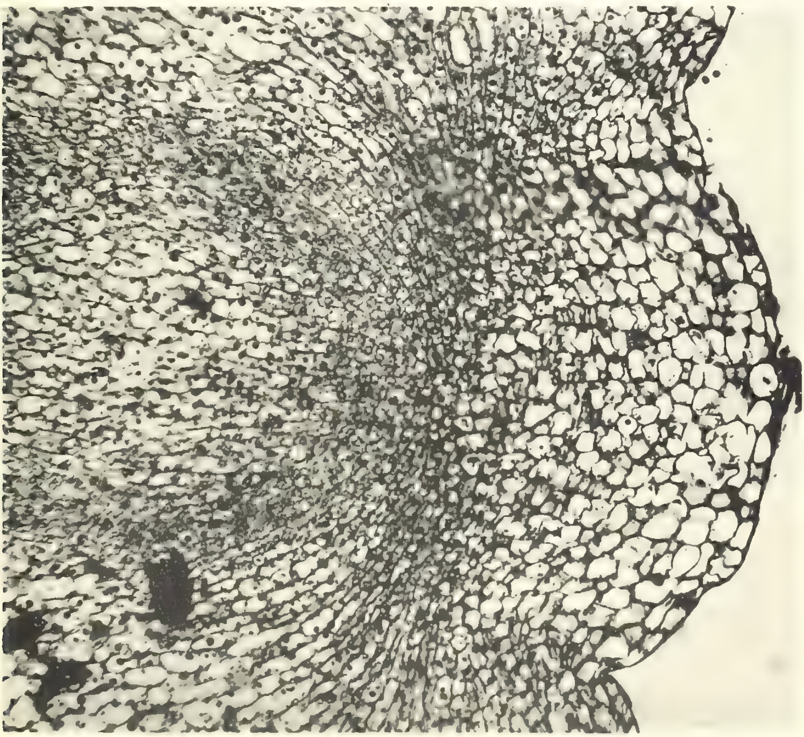


Fig. 2

Areca triandra Roxb.
Areca rubra Bory.

LISTE ALPHABÉTIQUE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Pages
Archontophœnix Alexandræ W. et Dr. 269
— *Cunninghamiana* W. et Dr. 214
Areca Catechu L. 271
— *madagascariensis* Mart. 273
— *rubra* Bory (*Acanthophœnix rubra* Wendl.) 273
— *sapida* Mart (*Rhopolostylis Baueri* W. et Dr.) 273
— *triandra* Roxb. 272
Arenga saccharifera Labill (*Saguerus saccharifer* Bl.) 264
Borassus flabelliformis L. 259, 307
Brahea filamentosa Hort. (*Pritchardia filifera* Hort. Lind.) 257
Calamus cinnamomeus 260
— *Payakombo* 263
— *sp.* (Sikkim) 262
— *sp.* (Timor) 263
Calyptrocalyx spicatus Bl. 266
Caryota sobolifera Wall. 264
— *urens* L. 263
Chamærops humilis L. 245
Cocos australis Mart. 274
— *campestris* Mart. 274
— *plumosa* Hook. 275
Corypha umbraculifera L. 248
Dictyosperma album W. et Dr. 268
Dæmonorops melanochætes Bl. (*Calamus melanochætes* Wendl.) 263
Dypsis madagascariensis 264
Howea Forsteriana Becc. (*Griesbachia Forsteriana* W. et Dr.) 266
Hyophorbe amaricaulis Mart. 264
Jubœa spectabilis H. Bonpl. 275
Kentia Macarthuri 268
Latania Commersonii Mart. 258
— *Loddigesii* Mart. 259
Werschaffeltii Sem. 258
Licuala horrida Bl. (*L. ramosa* Schult) 249
Livistona altissima Zoll. 254
— *australis* Mart. 250
— *chinensis* Mart. (*L. Mauritiana* Wall, *Latania Borbonica* Hort.) 253
Nephrosperma van Houtteana Balf. 267
Oreodoxa oleracea Mart. 266
— *regia* H. B. K. 265
Phœnix canariensis Hort. 214
— *dactylifera* L. 244, 301
— *reclinata* Jacq. 245
— *rupicola* R. Anders. 244
— *spinosa* Thom. 245

Pages
Phœnix sylvestris Roxb. 245
Phytelephas macrocarpa R. et P. 296
Pinanga Kuhlii Bl. (*Seaforthia Kuhlii* Mart.) 271
— *patula* Bl. (*Seaforthia patula* Mart.) 269
Ptychosperma angustifolia Bl. (*P. Seaforthia* Scheff.) 268
Raphia Ruffia Mart. 260
Sabal Adansonii Guerns (*S. minor* Pers.) 258
— *Palmetto* R. et S. 258
— *umbraculifera* Mart. 241
Trachycarpus excelsa Wendl. 245
— *Fortunei* Wendl. 248
— *Martiana* Wendl. 247
Washingtonia robusta H. Wendl. 255
Werschaffeltia splendida Wendl. 268

TABLE DES MATIÈRES

Pages.
INTRODUCTION 191

PREMIÈRE PARTIE

Recherches anatomiques 194
CHAPITRE PREMIER. — Historique 194
CHAPITRE II. — But et divisions du travail. Méthodes 212
CHAPITRE III. — Étude de la germination de l'*Archontophœnix Cunninghamiana* W. et Dr. et du *Phœnix canariensis* Hort 214
CHAPITRE IV. — Étude de la germination du *Sabal umbraculifera* Mart 241
CHAPITRE V. — Description des autres espèces 244
CHAPITRE VI. — Résumé et Conclusions 275

DEUXIÈME PARTIE

Recherches chimiques 287
CHAPITRE PREMIER. — Historique 287
CHAPITRE II. — But du travail. Méthodes 291
CHAPITRE III. — *Phytelephas macrocarpa* R. et P 296
CHAPITRE IV. — *Phœnix dactylifera* L 301
CHAPITRE V. — *Borassus flabelliformis* L 307
CHAPITRE VI. — Conclusions 309

RECHERCHES
SUR LES
VARIATIONS DE LA STRUCTURE DES RHIZOMES

Par ANDRÉ DAUPHINÉ.

INTRODUCTION.

L'étude des rhizomes a fait jusqu'ici l'objet d'un certain nombre de travaux ayant trait à leur morphologie externe à leur anatomie et à leur physiologie. Dans son *Etude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones*, parue en 1883, M. Costantin (1) a donné d'une manière très complète l'historique de ces différents travaux ; j'emprunterai ici à son mémoire ce qui est antérieur à cette date.

Les premiers travaux relatifs à la morphologie externe des rhizomes datent du commencement du XIX^e^ siècle ; ils ont principalement pour but de distinguer les tiges souterraines des racines avec lesquelles Linné les confondait encore. Grew, de Candolle (2), puis Dutrochet (3) montrèrent que certains organes souterrains correspondaient à des tiges.

Le terme de *rhizome* fut introduit en 1840 par A. de Saint-Hilaire (4) qui distingua les rhizomes indéterminés et déterminés suivant leur mode de végétation. Irmisch (5) décrivit de nombreux tubercules et rhizomes en suivant leur développement. Germain de Saint-Pierre (1) s'attacha principalement à classer les rhizomes en nombreux types, et enfin Royer (2), dans plusieurs notes et dans sa Flore de la Côte-d'Or, distingua les différentes parties qui peuvent constituer un rhizome ; il en tira des caractères d'après lesquels il établit une détermination des espèces par leurs parties souterraines.

---

(1) Costantin, *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones* (Ann. des Sc. naturelles, Botanique, 1883).

(2) De Candolle, *Organographie végétale*, t. I, p. 257.

(3) Dutrochet, *Mémoires du Muséum*, 1821, p. 425.

(4) A. de Saint-Hilaire, *Morphologie végétale*, 1840, p. 106.

(5) T. Irmisch, *Zur Morphologie der Knollen und Zwiebelgewächse*. Berlin, 1850.

Les travaux concernant l'anatomie des rhizomes ont eu pour objet presque unique d'étudier les différences de structure qu'ils peuvent présenter avec les tiges aériennes. Vaupell (3) remarqua particulièrement la prédominance des tissus parenchymateux sur les tissus vasculaires et de soutien. Chatin (4) insista sur ces différences qu'il estimait assez profondes pour faire du rhizome un organe intermédiaire entre la tige et la racine. Enfin de nombreux auteurs signalèrent au cours de leurs travaux les différences qu'ils observaient entre la tige aérienne et le rhizome, au point de vue du système libéroligneux [Kirschoff (5), M. Reinke (6), M. Van Tieghem (7)], ou à celui des tissus périphériques, épiderme et stomates [Weiss (8), Hohnfeld (9)].

C'est à la suite de ces différentes recherches et préoccupé par la question de déterminer l'influence du milieu souterrain sur la structure des rhizomes, que M. Costantin (10) procéda à cette étude par l'expérience et l'observation. Il conclut en attribuant les caractères suivants à l'influence du milieu souterrain : grand développement des tissus de protection, réduction ou disparition de l'appareil de soutien, grand développement de l'écorce et réduction relative de la moelle, faible lignification et enfin production de matières de réserve.

---

(1) G. de Saint-Pierre, *Bulletin de la Soc. bot. de France*, 1869, 1870, 1872.

(2) Royer, *Considérations sur les parties souterraines des plantes* (Bullet. de la Soc. bot. de France, 1870, t. XVII, p. 147. — *Lettre à M. G. de Saint-Pierre sur la classification des racines et des rhizomes, ibid.*, 1870, t. XVII, p. 252. — *Sur la distinction entre les termes souche et rhizome, ibid.*, 1871, t. XVIII, p. 194. — *Quelques remarques sur le système souterrain du Lis, ibid.*, 1872, t. XIX, p. 157. — *Flore de la Côte-d'Or*, Paris, 1881.

(3) Vaupell, *Untersuch. ueber das peripherische Wachstum*, Leipzig, 1855.

(4) Chatin, *Sur les caractères anatomiques des rhizomes* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1858, t. V, p. 39).

(5) Kirschoff, *De Labiatorum organis vegetativis commentarium anatomico-morphologicum*, 1860.

(6) Reinke. *Zur Kentniss der Rhizome von Coralloriza und Epipogon*, Flora, 1873.

(7) Van Tieghem, *Anatomie de la Moschatelline* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1880, t. XXVI, p 282).

(8) Weiss, *Beiträge zur Kentniss der Spaltöffnungen* (Verandlung der Zool. unp Bot. Vereins in Wien., 1857, p. 151).

(9) Hohnfeld, *Ueber das Vorkommen und die Vertheilung der Spaltöffnungen auf untererdischen Pflanzenteilen*, Kœnigsberg, 1880.

(10) Costantin, *loc. cit.*

Au point de vue physiologique, un certain nombre d'auteurs se sont préoccupés du géotropisme particulier des rhizomes et des phénomènes qui peuvent s'y rattacher. M. Elfving (1) a étudié la végétation horizontale des rhizomes et leur dorsiventralité ; il a constaté que, placés obliquement ou verticalement, les rhizomes ne reviennent pas complètement à la position horizontale, et qu'ils ne sont pas dorsiventraux. Franck (2) a attribué à un géotropisme transversal la végétation horizontale des rhizomes. M. Van Tieghem (3) a écrit que l'apparition d'un géotropisme négatif, au moment où l'extrémité d'un rhizome devient ascendante, peut être attribuée à une nutrition plus abondante provoquant une croissance plus énergique.

On a d'autre part étudié les phénomènes réunis par Royer (4) dans la *Loi de niveau* qui peut se résumer ainsi : les organes souterrains tendent à végéter à un même niveau pour une espèce déterminée, dans des conditions déterminées. M. Rimbach (5), puis M. Massart (6) se sont occupés de la généralisation de cette loi et des facteurs qui peuvent intervenir ; j'ai eu également l'occasion d'étudier cette question (7).

En ce qui concerne les conditions favorables à la production des rhizomes, M. Gaston Bonnier (1) a montré que certaines plantes annuelles peuvent devenir vivaces par la formation d'un rhizome aux altitudes de 2000 à 2300 mètres.

---

(1) Elfving, *Ueber einige horizontal wachsende Rhizome* (Arbeit. bot. Instit. in Würtzburg, 1880, t. II, 3^e partie).

(2) Franck, *Grunzüge der Pflanzenphysiologie*, Hanovre, 1882, p. 47.

(3) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, I, p. 269.

(4) Royer, *Loi de niveau chez les plantes* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1870, t. XVII, p. 168). — *Sur la loi de niveau*, *ibid.*, t. XXIX, p. 47. — *Flore de la Côte-d'Or*, 1881, t. I, p. XX.

(5) Rimbach, *Das Tiefenswachstum der Rhizome* (Fünfstück. Beiträge zur Wissenschaft. Botanik, III, p. 158).

(6) Massart, *Comment les plantes maintiennent leur niveau souterrain*, Bruxelles, 1903.

(7) A. Dauphiné, *Quelques observations et expériences sur la loi de niveau appliquée aux rhizomes* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1903, t. L, p. 568).

Enfin différents auteurs, parmi lesquels je citerai MM. Seignette (2) et Leclerc du Sablon (3), ont étudié la répartition, la nature et les transformations des réserves contenues dans les rhizomes.

Je me suis proposé dans le présent travail de rechercher les différentes modifications que peut subir la structure d'un rhizome au cours de son évolution annuelle. La question se présentait donc tout d'abord sous la forme suivante : étudier la structure d'un rhizome pendant sa croissance souterraine, puis les modifications qui pourraient affecter cette structure pendant le développement de la tige aérienne. Autrement dit : quelle est l'influence de la tige aérienne sur la structure acquise par un rhizome pendant sa croissance souterraine ?

Prenons, en effet, le cas d'un rhizome défini, qui représente le type le plus simple et qui se prête le mieux à cette étude : à la base d'une tige feuillée et florifère, un bourgeon situé à l'aisselle d'une feuille rudimentaire ou écaille, au-dessous de la surface du sol, donne naissance à un rameau souterrain, généralement horizontal. Celui-ci se développe ainsi jusqu'au commencement de l'hiver ; puis, à la reprise de la végétation, son bourgeon terminal se redresse, sort du sol et donne la nouvelle tige aérienne qui n'est autre que la continuation directe du rhizome. Il est évident qu'il y a là deux phases distinctes à chacune desquelles correspond un mode de vie bien différent. Pendant la première, le jeune rhizome est privé de feuilles vertes, maintenu à l'obscurité et par conséquent incapable d'assimiler directement le carbone de l'atmosphère ; il ne peut élaborer par lui-même les substances nécessaires à la constitution de ses tissus et des réserves dont il est abondamment pourvu. Il doit les tirer de la tige aérienne à la base de laquelle il se développe et dont son point végétatif s'éloigne de plus en plus. On peut supposer que l'appareil libéro-ligneux ne se comporte pas ici comme dans une tige normale, le bois transportant vers les organes d'assimilation et de transpiration une sève brute ascendante, le liber emportant une sève élaborée descendante.

---

(1) Gaston Bonnier, *Sur quelques plantes annuelles ou bisannuelles qui peuvent devenir vivaces aux hautes altitudes* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1884, t. XXXI, p. 381).

(2) Seignette, *Recherches sur les Tubercules* (Rev. génér. de Botan., t. I, 1889).

(3) Leclerc du Sablon, *Recherches sur les réserves hydrocarbonées des bulbes et des tubercules* (Rev. génér. de Botan., t. X, 1898).

Les conditions sont bien différentes lorsque la tige aérienne se développe à l'extrémité du rhizome. Celui-ci peut alors être considéré comme la base d'une tige feuillée et capable d'assimiler ; d'autre part, la tige de la saison précédente, dont il tirait ses éléments nutritifs, a été détruite. Il y a donc un véritable renversement dans l'apport de ces éléments.

Mais l'étude de ces rhizomes montre qu'ils ne se comportent pas tous d'une manière identique pendant leur période de croissance souterraine. Les uns, en effet, présentent des racines adventives qui apparaissent directement sur eux pendant cette première période ; les autres la traversent tout entière et peuvent même émettre les premières feuilles aériennes avant de posséder aucune racine. C'est là un facteur qui peut être important, dont il faudra tenir compte au cours de cette étude et qui permettra de distinguer dans une certaine mesure la part qui revient aux racines et celle qui revient aux feuilles aériennes dans l'édification de la structure définitive du rhizome.

L'étude méthodique, morphologique et anatomique du rhizome pendant les différentes phases de son évolution annuelle et dans toutes ses régions pouvait seule me conduire à la solution du problème ainsi posé. J'ai principalement choisi des espèces dans lesquelles ces différentes phases sont bien déterminées, et, autant que possible, à rhizome très simple, assez long et sans ramifications secondaires trop abondantes. La plupart des plantes que j'ai étudiées ont été observées sur place dans le jardin et aux alentours du Laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau, où elles présentent un développement effectué dans des conditions sensiblement identiques.

Autant que possible, et cela était facilité par le mode même de vie de ces plantes, les organes prélevés aux différentes périodes de la végétation provenaient d'individus ayant une origine commune. L'étude anatomique en a été faite au moyen de coupes en séries, pratiquées à intervalles réguliers et rapprochés sur toute la longueur du rhizome dont les détails morphologiques avaient été au préalable fixés par le dessin.

J'ai divisé ce travail en trois chapitres. Le premier comprendra l'étude détaillée et comparée de deux rhizomes dont l'un (*Lathyrus silvestris*) présente des racines adventives pendant sa croissance souterraine, et l'autre (*Artemisia vulgaris*) n'en présente qu'après l'apparition des premières feuilles.

Le second chapitre sera consacré à l'étude d'une seule espèce (*Lysimachia vulgaris*), dont le rhizome offre des caractères intermédiaires entre les deux précédents.

Le troisième comprendra l'étude comparée du développement d'un certain nombre de rhizomes pouvant se rattacher à l'un ou à l'autre des types précédemment décrits.

J'ai indiqué au début de cette Introduction les différents points de vue auxquels s'étaient jusqu'ici placés les auteurs qui se sont occupés des tiges souterraines. Je donnerai à mesure qu'elles se présenteront les indications bibliographiques se rapportant plus particulièrement à tel ou tel détail de mon étude.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne et au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, sous la bienveillante direction et avec les précieux conseils de mon maître, M. Gaston Bonnier. Je lui adresse ici l'expression de ma profonde gratitude.

J'exprime aussi mes meilleurs remercîments à M. L. Dufour, directeur adjoint du Laboratoire de Fontainebleau, pour l'intérêt qu'il a toujours témoigné à mes recherches.

CHAPITRE PREMIER

Étude comparée des Rhizomes de l'ARTEMISIA VULGARIS et du LATHYRUS SILVESTRIS

I. — Morphologie externe.

Les rhizomes de l'*Artemisia vulgaris* et du *Lathyrus silvestris* diffèrent par les relations qui existent chez eux entre le début du développement de la tige aérienne et celui des racines adventives : dans l'*Artemisia* la tige feuillée issue du rhizome apparaît alors que celui-ci est encore dépourvu de racines, tandis que dans le *Lathyrus* les racines adventives naissent sur le rhizome au fur et à mesure de sa croissance souterraine.

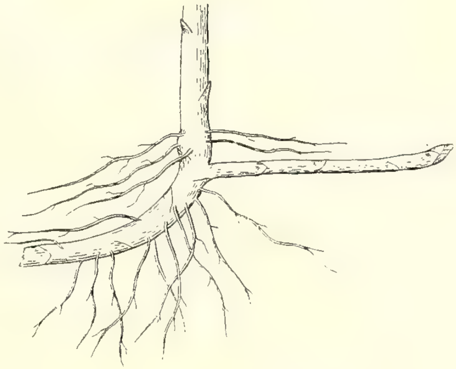


Fig. 1. — *Artemisia vulgaris.* — Rhizome en voie de croissance souterraine.

A. *Artemisia vulgaris.* — Suivant une règle générale, le jeune rhizome provient d'un bourgeon situé à l'aisselle d'une écaille sur la partie souterraine de la tige qui, dans cette région, est pourvue de nombreuses racines adventives (fig. 1). Le développement de ce bourgeon donne un rameau souterrain, blanchâtre, mesurant de six à huit millimètres de diamètre et muni d'écailles. La croissance de cet organe est assez lente, et sa longueur, lorsqu'il est parvenu à son complet développement, varie entre un et deux décimètres. A ce moment, il ne possède encore aucune racine adventive.

A la reprise de la végétation, le bourgeon terminal se redresse peu à peu pour arriver à la surface du sol, où il donne naissance aux premières feuilles aériennes (fig. 2).

Celles-ci forment d'abord une sorte de rosette, puis, les entre-nœuds s'allongeant, la tige aérienne se développe à son tour. Alors seulement apparaissent sur le rhizome de nombreuses racines adventives qui naissent d'avant en arrière (1), c'est-à-dire, les premières à la base de la nouvelle tige aérienne, et les suivantes gagnant de proche en proche les parties plus anciennes du rhizome (fig. 3). Elles atteignent leur maximum en taille et en nombre à la base de la nouvelle tige aérienne. En même temps le rhizome acquiert un diamètre plus considérable dans toute sa longueur, mais principalement dans la région antérieure où les racines sont le plus développées.

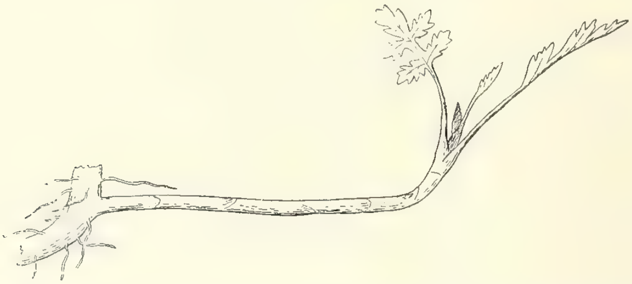


Fig. 2. — *Artemisia vulgaris.* — Développement des premières feuilles aériennes à l'extrémité du rhizome ne possédant pas encore de racines adventives.

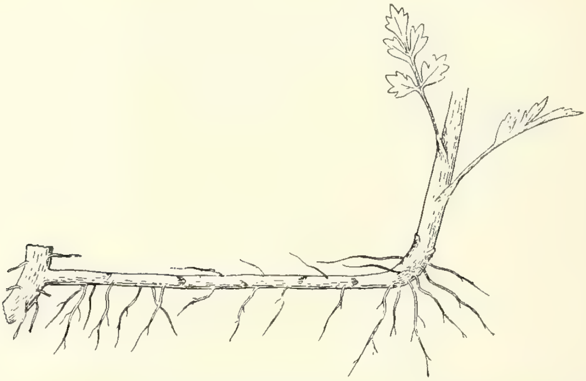


Fig. 3. — *Artemisia vulgaris.* — Rhizome terminé par la tige aérienne et muni de racines adventives.

---

(1) D'une manière générale, j'appellerai *antérieure* la partie du rhizome voisine du point végétatif, et *postérieure* la partie opposée.

B. *Lathyrus silvestris.* — Le rhizome du *Lathyrus silvestris* provient du développement d'un bourgeon souterrain situé soit à la base de la tige aérienne, soit en des points plus ou moins éloignés de la portion antérieure du rhizome précédent (fig. 4). Il se présente sous l'aspect d'un rameau horizontal assez grêle, blanc, muni d'écailles bien développées et à entre-nœuds assez allongés. Dès le début de sa croissance, on remarque qu'il diffère d'un rhizome tel que celui de l'*Artemisia vulgaris* par la présence de racines adventives qui prennent naissance à chaque nœud, d'abord au nombre de deux par nœud, puis de trois ou quatre; il en résulte que, lorsque sa croissance souterraine est terminée et avant que la tige feuillée terminale ait commencé à se développer, il possède déjà un système propre de racines. C'est dans cet état que le rhizome passe l'hiver; à la reprise de la végétation, le bourgeon terminal devient ascendant et sort de terre; le rhizome se modifie peu à peu au-dessus du sol, et on voit bientôt apparaître la tige feuillée munie des ailes latérales caractéristiques des *Lathyrus* (fig. 5). En même temps, le faisceau de racines adventives le plus rapproché du point où le rhizome devient ascendant acquiert un volume plus considérable par suite de la formation de nouvelles racines et de l'accroissement de celles qui existaient déjà. Ces modifications se produisent également dans les groupes de racines situés sur la portion horizontale du rhizome, mais avec une intensité moindre et qui diminue vers la partie postérieure. Il en est de même pour l'accroissement du rhizome en diamètre.

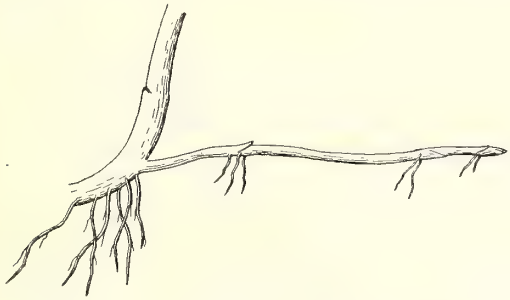


Fig. 4. — *Lathyrus silvestris.* — Rhizome en voie de croissance souterraine, muni de racines adventives à chaque nœud.

Rapprochons maintenant, en les résumant, les observations auxquelles a donné lieu l'étude de l'évolution annuelle de ces deux rhizomes. Trois phases bien nettes peuvent se distinguer dans l'*Artemisia vulgaris*:

1° Croissance souterraine sans racines;

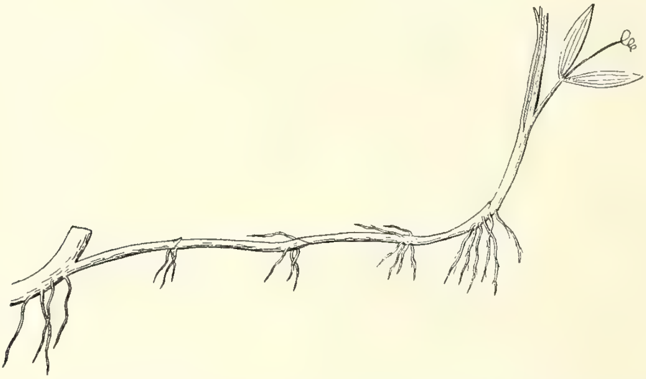


Fig. 5. — *Lathyrus silvestris.* — Rhizome terminé par la tige aérienne, à la base de laquelle les racines adventives ont pris un développement plus considérable que dans les parties éloignées.

2° Développement des premières feuilles aériennes, sans racines;

3° Naissance des racines adventives sur le rhizome, et développement complet de la tige aérienne.

Dans le *Lathyrus silvestris*, nous trouvons deux phases seulement:

1° Croissance souterraine du rhizome pourvu de racines adventives à chaque nœud;

2° Développement de la tige aérienne et accroissement des racines.

Ainsi, la présence de racines sur le jeune rhizome du *Lathyrus silvestris* y supprime la deuxième phase de l'*Artemisia vulgaris*, et nous ne trouverons pas dans cette dernière espèce la première phase du *Lathyrus*. L'étude comparée du développement anatomique de ces deux types nous permettra donc de déterminer, d'une part, l'influence des racines adventives sur un rhizome non terminé par une tige aérienne, d'autre part, celle des premières feuilles sur un rhizome ne possédant pas encore de racines. La structure normale du rhizome nous sera donnée par l'état de ses différents tissus, et principalement du tissu conducteur, lorsque en même temps il possédera des racines et sera terminé par une tige aérienne feuillée.

II. — Développement anatomique.

Nous allons étudier parallèlement chez l'*Artemisia vulgaris* et chez le *Lathyrus silvestris* la structure du rhizome dans les différentes phases de son évolution annuelle que nous diviserons en deux parties :

1° Croissance souterraine du jeune rhizome.

2° Développement de la tige aérienne.

1° CROISSANCE SOUTERRAINE DU JEUNE RHIZOME.

A. *Bourgeon terminal.* — Les tissus conjonctifs (cortical et médullaire) restent longtemps homogènes et ne présentent, même ultérieurement, que des différenciations de peu d'importance ; je m'occuperai donc principalement du développement du tissu conducteur, bois et liber.

Les premiers stades de développement, étudiés à l'extrémité du point végétatif, sont sensiblement identiques dans les deux espèces considérées. Le tissu procambial se différencie dans un méristème général très près du sommet ; il forme un certain nombre de cordons en relations avec l'insertion des jeunes écailles du bourgeon. Ces cordons se reconnaissent facilement sur la coupe transversale, où ils forment de petits îlots elliptiques, constitués par des cellules recloisonnées, plus petites et à membranes plus minces que celles des tissus environnants. Elles sont en voie de cloisonnement continu, et les premiers tubes criblés apparaissent de très bonne heure (fig. 6 et 7). Le premier se forme aux dépens d'une cellule située à la périphérie externe du cordon procambial ; les suivants se différencient en dedans de celui-ci et sur les côtés, d'une manière assez irrégulière (1).

---

(1) M. Chauveaud a montré la précocité des tubes criblés dans les bourgeons en voie de développement actif (*Sur le rôle des tubes criblés.* Revue générale de Botanique, t. IX, p. 427).

Pendant ce temps, les nouveaux cloisonnements des cellules procambiales se produisent d'une manière générale dans le sens tangentiel, de telle sorte qu'il s'établit en dedans du liber des files de cellules alignées radialement. Le liber continue à se différencier aux dépens des plus externes de ces éléments; la partie interne donnera les vaisseaux du bois dont aucun n'est encore différencié, alors que les tubes criblés forment déjà de petits îlots parfaitement distincts.

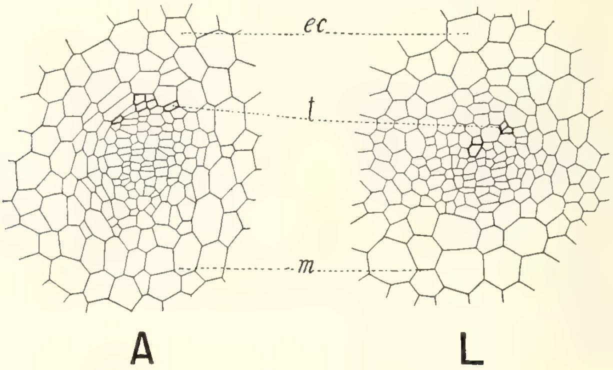


Fig. 6 et 7. — A, *Artemisia vulgaris;* L, *Lathyrus silvestris.* — Premiers tubes criblés dans un jeune faisceau du bourgeon d'un rhizome en voie de croissance souterraine; *ec*, écorce; *t*, tubes criblés; *m*, moelle. G = 250.

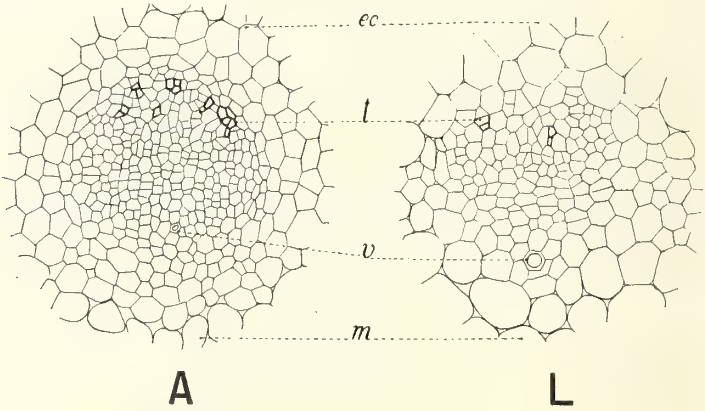


Fig. 8 et 9. — A, *Artemisia vulgaris;* L, *Lathyrus silvestris.* — Apparition du premier vaisseau ligneux dans un faisceau du bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine; *ec*, écorce; *t*, tubes criblés; *v*, vaisseaux ligneux; *m*, moelle. G = 250.

On observe maintenant une première différence entre le rhizome de l'*Artemisia vulgaris* et celui du *Lathyrus silvestris* (fig. 8 et 9). Lorsque le premier vaisseau ligneux apparaît, généralement à l'extrémité interne de la file de cellules médiane, le liber est sensiblement plus développé chez l'*Artemisia* que chez le *Lathyrus*, où le bois commence plus tôt à se différencier. En outre, si on compare la taille du premier vaisseau, on constate que son diamètre est plus considérable dans le *Lathyrus*, où il mesure 10 μ en moyenne, que dans l'*Artemisia*, où il n'en mesure que 6.

Comparons les structures acquises par ces deux rhizomes à la base du bourgeon terminal. On trouve dans celui de l'*Artemisia vulgaris* quatre ou cinq faisceaux principaux dans lesquels le liber a pris un développement relativement considérable : il occupe environ la moitié de la surface totale du faisceau sur la coupe transversale (fig. 10). Entre le bois et le liber on compte en moyenne six assises de cellules alignées radialement, non différenciées et en voie de cloisonnement.

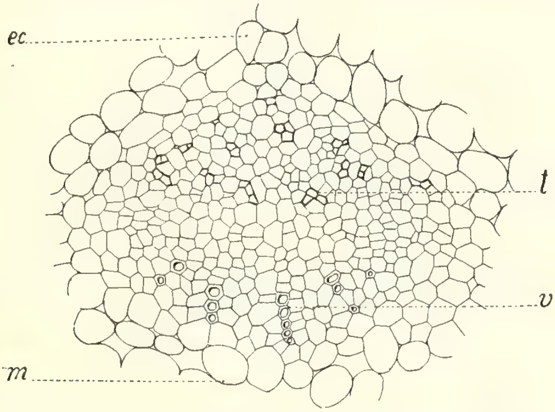


Fig. 10. — *Artemisia vulgaris*. — Faisceau libéro-ligneux à la base du bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine ; *ec*, écorce ; *t*, tubes criblés ; *v*, vaisseaux ligneux ; *m*, moelle. G = 250.

Le premier vaisseau, de très petit calibre, s'est différencié à l'extrémité interne de la file radiale médiane. Un ou deux autres vaisseaux se sont superposés à celui-ci ; ils sont alignés suivant la même file et toujours de très petit calibre (8 μ en moyenne). Les vaisseaux latéraux se différencient généralement à la hauteur du dernier vaisseau de la file médiane et dans des files parallèles à celle-ci, dont elles sont séparées par quelques éléments non différenciés, en nombre variable. Au stade présent, les faisceaux les plus avancés en développement peuvent présenter trois ou quatre vaisseaux par file, alors que, sur la même coupe, certains faisceaux ne possèdent, outre la file médiane, que deux files amorcées chacune par un seul vaisseau. Ces premiers vaisseaux n'ont d'ailleurs qu'une existence de courte durée; on les voit rapidement s'atrophier et disparaître, écrasés entre les éléments conjonctifs environnants.

Dans le conjonctif interfasciculaire et pendant le développement des premiers vaisseaux, il est apparu une série de cloisonnements tangentiels, qui forment une assise génératrice à peu près continue et réunissent les faisceaux. Le méristème secondaire issu de ces cloisonnements a donné du liber à sa partie externe, et reste non différencié vers l'intérieur.

La seule différenciation à signaler dans les tissus parenchymateux est celle de canaux sécréteurs qui apparaissent de très bonne heure dans les assises les plus profondes de l'écorce.

Dans le *Lathyrus silvestris*, on trouve quatre ou cinq faisceaux bien développés. Ici encore, le liber occupe environ la moitié de la surface totale du faisceau; il est séparé du bois par un petit nombre d'assises non différenciées (trois en moyenne) (fig. 11).

Les premiers vaisseaux se sont différenciés à l'extrémité interne du faisceau, sans toutefois se présenter en lignes parallèles aussi nettement que dans l'*Artemisia*; car, d'une part, ils se forment plus près les uns des autres, et d'autre part, leur diamètre, beaucoup plus considérable, nuit à la régularité de leur disposition. Chaque faisceau comprend environ cinq vaisseaux, mesurant chacun 16 μ de diamètre en moyenne; les plus gros peuvent atteindre 20 μ. Il n'y a pas ici d'assise génératrice continue entre les faisceaux, mais on observe la formation de trois ou quatre faisceaux moins avancés en développement et dans lesquels le liber seul est différencié.

Ici encore, les canaux sécréteurs représentent la seule différenciation à signaler dans les tissus parenchymateux.

B. *Partie adulte.* — En allant des régions les plus jeunes aux plus âgées, c'est-à-dire en s'éloignant du bourgeon terminal, on assiste à l'accroissement progressif de la structure observée à la base du bourgeon, accroissement lent et irrégulier en ce qui concerne le bois pour l'*Artemisia*, beaucoup plus régulier pour le *Lathyrus*.

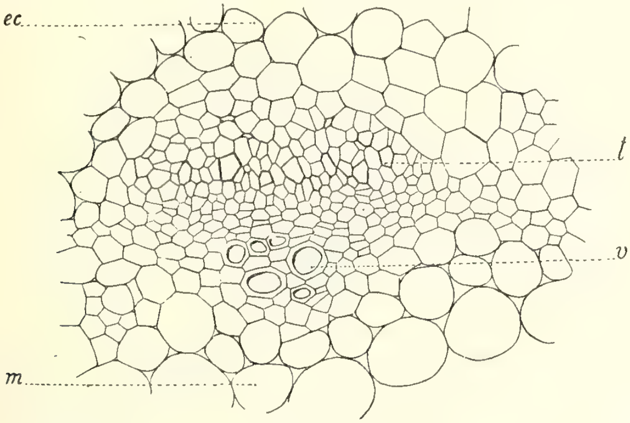


Fig. 11. — *Lathyrus silvestris.* — Faisceau libéro-ligneux à la base du bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine ; mêmes lettres que pour la figure 10. G = 250.

Dans l'*Artemisia vulgaris*, à partir du deuxième entre-nœud, on voit la lignification augmenter peu à peu dans les faisceaux, où elle affecte les files de cellules situées entre les vaisseaux déjà différenciés. D'autre part, il se forme, mais d'une manière assez irrégulière, quelques vaisseaux dans les arcs de méristème secondaire interfasciculaire, en face des îlots de liber antérieurement différenciés.

Étudions maintenant la structure des régions les plus âgées d'un rhizome ayant à peu près terminé sa croissance souterraine. Pour ce qui concerne le système conducteur, on observe un anneau discontinu formé d'arcs libéro-ligneux correspondant, les uns aux faisceaux primitifs, dont les premiers vaisseaux sont en voie de disparition (fig. 12), les autres aux parties différenciées ultérieurement entre ces faisceaux.

Le liber occupe environ un tiers de la surface, et on remarque un commencement de sclérification dans ses éléments les plus anciens; il est séparé du bois par une large zone de méristème secondaire, comprenant en moyenne six assises de cellules superposées. Le bois a augmenté le nombre et le calibre de ses vaisseaux; la lignification de ses éléments

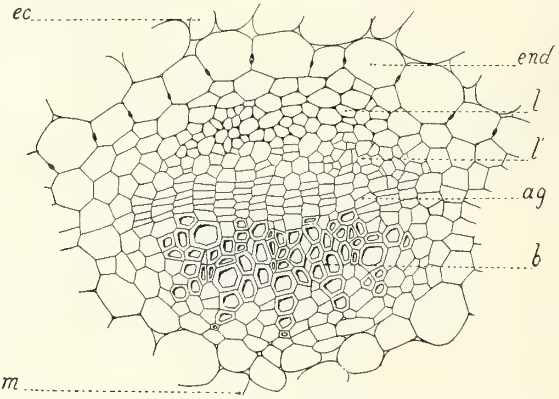


Fig. 12. — *Artemisia vulgaris.* — Faisceau libéro-ligneux à la base d'un rhizome ayant à peu près terminé sa croissance souterraine; *ec*, écorce; *end*, endoderme; *l*, ancien liber en voie de sclérification; *l'*, liber plus récemment formé; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse et méristème secondaire; *b*, bois; *m*, moelle. G = 250.

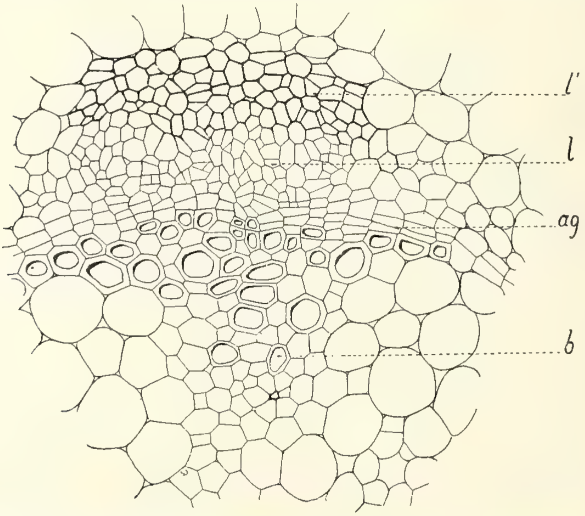


Fig. 13. — *Lathyrus silvestris.* — Faisceau libéro-ligneux à la base d'un rhizome ayant terminé sa période de croissance souterraine; *l'*, ancien liber à membranes épaissies; *l*, liber plus récemment formé; *ag*, assise génératrice; *b*, bois. G = 250.

est à peu près complète. Il s'est en outre formé une assise génératrice péridermique dans l'assise sous-épidermique.

Chez le *Lathyrus silvestris*, le développement se poursuit dans le même sens que chez l'*Artemisia*. Les différences portent encore sur le calibre des vaisseaux ligneux, toujours plus grand dans le *Lathyrus*, et sur leur nombre qui s'accroît plus régulièrement (fig. 13). La portion de méristème secondaire non différencié qui sépare le bois du liber est ici bien moins considérable que dans l'*Artemisia* et réduite à deux assises. Les éléments issus de l'assise génératrice sont, presque aussitôt après leur formation, différenciés en liber et en bois. Le liber présente un accroissement constant et un épaississement des membranes dans ses parties les plus anciennes. La partie ligneuse de chaque faisceau est réunie à celle des faisceaux voisins par des arcs scléreux, dont les éléments proviennent d'une assise génératrice interfasciculaire.

Ici encore, il s'est formé une assise péridermique d'origine sous-épidermique.

2° STRUCTURE DU RHIZOME PENDANT LE DÉVELOPPEMENT DE LA TIGE AÉRIENNE.

Les premières feuilles aériennes apparaissant à l'extrémité du rhizome de l'*Artemisia vulgaris* avant que celui-ci ne porte des racines adventives, il y a là, comme nous l'avons vu plus haut, une phase qui n'est pas représentée dans le *Lathyrus*. Nous sommes donc obligé de séparer les deux espèces que nous avons étudiées parallèlement jusqu'ici.

Artemisia vulgaris. — A. *Structure du rhizome pendant le développement des premières feuilles aériennes.* — On constate à ce moment dans les parties les plus jeunes du rhizome, c'est-à-dire les plus voisines de la tige aérienne en voie de développement, une rapide augmentation du liber corrélative à une recrudescence d'activité de l'assise génératrice (fig. 14), sans qu'une accélération sensible se manifeste du côté du bois.

En étudiant une série de coupes pratiquées dans des parties plus âgées du rhizome, on assiste au fonctionnement rapide de l'assise génératrice. Du côté du liber, la différenciation des éléments en tubes criblés a lieu presque aussitôt après leur formation, tandis que les parties anciennes du liber son envahies par la sclérification (fig. 15). Du côté du bois, la différenciation est très lente et irrégulière, parfois nulle dans certains faisceaux. Le tissu auquel l'assise génératrice donne naissance à la partie interne est constitué par des éléments cellulosiques, régulièrement alignés en files radiales, et parmi lesquels ne se différencient, tardivement, que quelques vaisseaux disposés irrégulièrement et de petit calibre. La partie ligneuse d'un faisceau sera donc constituée de la manière suivante, en allant du centre à la périphérie :

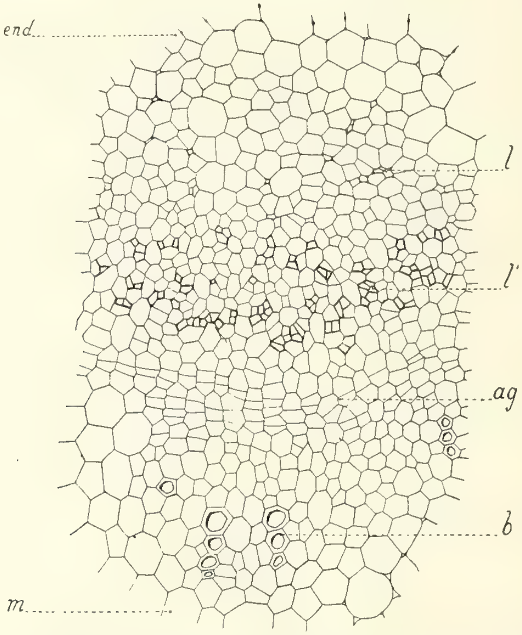


Fig. 14. — *Artemisia vulgaris*. — Faisceau libéro-ligneux au sommet du rhizome, pendant le développement des premières feuilles aériennes ; *end*, endoderme ; *l*, liber ancien dont les tubes criblés sont en dégénérescence ; *l'*, liber plus récemment formé ; *ag*, assise génératrice et méristème secondaire ; *b*, bois ; *m*, moelle. G = 250.

1° Les deux ou trois premiers vaisseaux entourés d'un parenchyme cellulosique, souvent en voie de disparition ou pouvant même avoir complètement disparu. Au-dessus se trouve une zone assez étroite complètement lignifiée. Cet ensemble représente la structure acquise par le bois pendant la croissance souterraine du rhizome (fig. 15, *b*);

2° Une région d'éléments cellulosiques alignés radialement avec quelques vaisseaux de petit calibre, et formée pendant la croissance des premières feuilles aériennes à l'extrémité du rhizome qui ne présente pas encore de racines (fig. 15, *b'*).

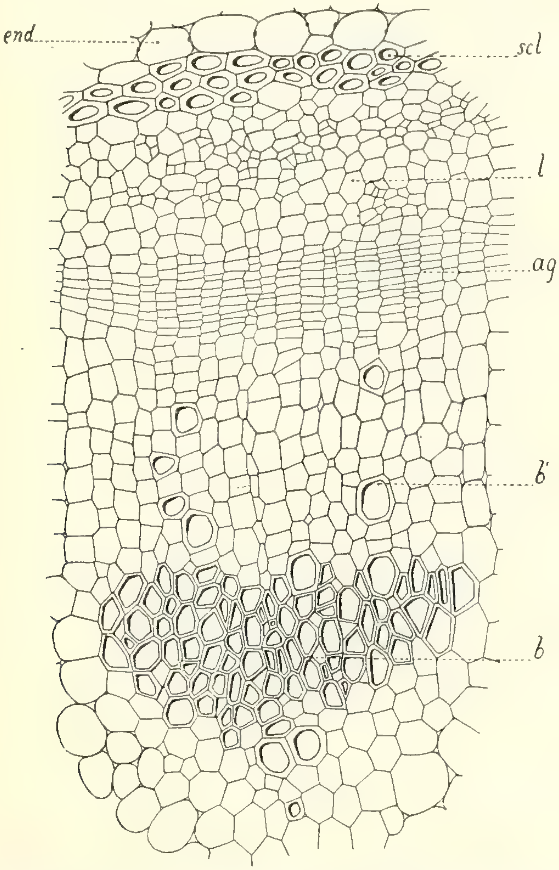


Fig. 15. — *Artemisia vulgaris*. — Faisceau libéro-ligneux à la base du rhizome, pendant le développement des premières feuilles aériennes ; *end*, endoderme ; *scl*, sclérenchyme libérien ; *l*, liber ; *ag*, assise génératrice et méristème secondaire ; *b*, bois formé pendant la période de croissance souterraine ; *b'*, bois formé pendant le développement des premières feuilles aériennes. G = 250.

B. *Structure du rhizome pendant le développement de la tige aérienne et celui des racines.* — Cette phase, qui se poursuivra jusqu'au complet développement de la tige aérienne, est caractérisée par une brusque modification de la structure du bois ; il acquiert à ce moment les caractères qu'il conservera jusqu'au terme de la végétation.

A partir du moment où des racines adventives apparaissent sur le rhizome, le tissu vasculaire prend rapidement une grande importance et diffère profondément dans sa structure de celui qui s'était formé pendant la phase précédente (fig. 16). Il constitue un anneau continu comprenant des vaisseaux de gros calibre (38 μ en moyenne) ; le parenchyme ligneux et les rayons médullaires sont entièrement sclérifiés. Cette portion du bois succède brusquement et sans transition à la portion précédente qui garde les caractères antérieurement acquis, et à laquelle elle vient se superposer, de même que celle-ci s'est superposée à la structure primitive du bois sans se confondre avec elle.

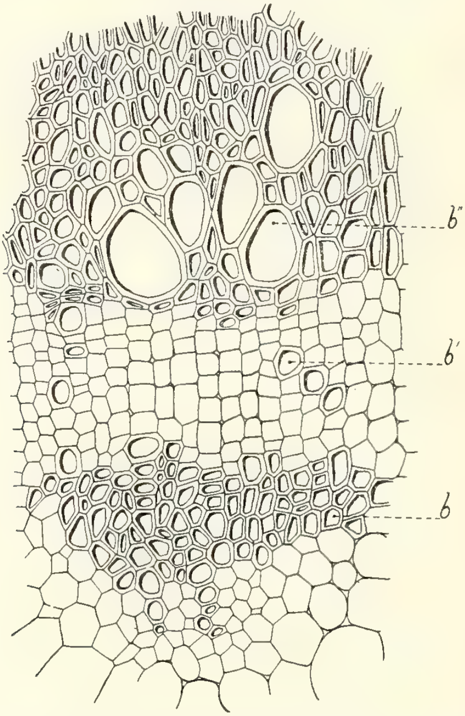


Fig. 16. — *Artemisia vulgaris.* — Portion de l'anneau ligneux dans un rhizome terminé par la tige aérienne et muni de racines adventives ; *b*, bois formé pendant la période de croissance souterraine ; *b'*, bois formé pendant le développement des premières feuilles ; *b''*, bois formé pendant le développement des racines et l'accroissement de la tige aérienne. G = 250.

Comparons entre elles les différentes parties de ce rhizome. En étudiant sa morphologie externe, nous avons vu les racines adventives se développer d'avant en arrière, c'est-à-dire, des régions les plus jeunes, et par conséquent les plus voisines de la nouvelle tige aérienne, vers les plus anciennes. L'accroissement de l'anneau ligneux se produit dans le même sens. Considérons en effet des coupes pratiquées dans les régions antérieure, moyenne et postérieure du rhizome au point de vue de la largeur de l'anneau vasculaire formé depuis l'apparition des racines, et du nombre de vaisseaux qu'il comporte suivant une file radiale.

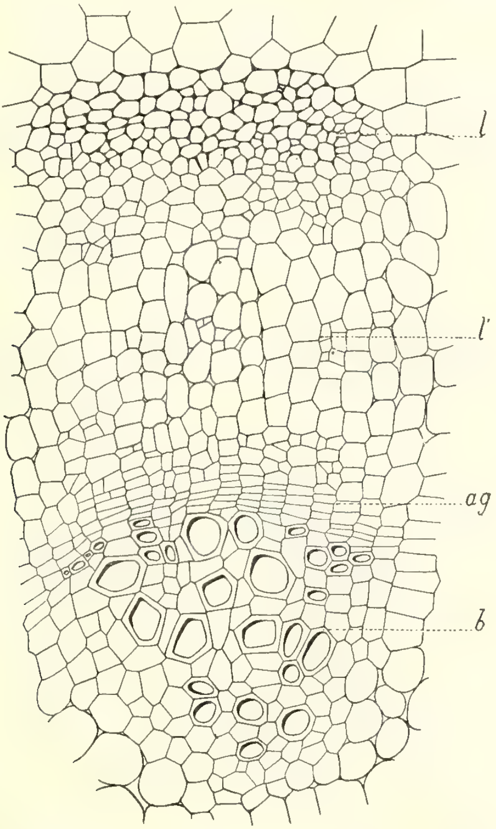


Fig. 17. — *Lathyrus silvestris*. — Faisceau libéro-ligneux au sommet d'un rhizome pendant le développement des premières feuilles aériennes ; *l*, liber ancien à membranes épaissies ; *l'*, liber plus récemment formé ; *ag*, assise génératrice et méristème secondaire ; *b*, bois. G = 250.

Régions.	Largeur de l'anneau vasculaire en μ.	Nombre de vaisseaux suivant une file.
Antérieure	750	10
Moyenne	550	8
Postérieure..........	500	5

Le maximum de différenciation de l'anneau ligneux se trouve donc dans la partie du rhizome la plus jeune et la plus voisine de la tige aérienne. C'est en même temps celle sur laquelle ont apparu les premières racines adventives, et où elles présentent leur maximum de développement en nombre et en taille.

Les autres tissus n'offrent aucune particularité intéressante à signaler.

Lathyrus silvestris. — Structure du rhizome pendant le développement de la tige aérienne. — Le développement des premiers organes aériens a pour effet d'accroître considérablement le tissu libérien dans les parties les plus voisines du rhizome (fig. 17). Le bois continue à s'accroître régulièrement comme nous l'avons vu pendant la phase précédente, mais avec une plus grande activité. Contrairement à ce que nous avons observé dans l'*Artemisia*, il différencie ses éléments presque aussitôt après leur formation, très près de l'assise génératrice. Pendant quelque temps le liber présente encore un plus grand développement que le bois; mais celui-ci ne tarde pas à prendre une plus grande importance au fur et à mesure de l'accroissement de la tige feuillée et de celui des racines adventives qui augmentent en même temps.

Comme dans l'*Artemisia vulgaris*, l'accroissement des racines, et corrélativement celui du bois, vont en diminuant d'avant en arrière, bien qu'ici les différences soient moindres.

RÉSUMÉ DU CHAPITRE I

Au point de vue de la morphologie externe de leur développement, les rhizomes de l'*Artemisia vulgaris* et du *Lathyrus silvestris* sont caractérisés par l'ordre dans lequel apparaissent les racines adventives et les premières feuilles aériennes.

Sur le rhizome de l'*Artemisia vulgaris*, les racines ne naissent qu'après les premières feuilles. Le rhizome du

Lathyrus silvestris porte des racines pendant sa croissance souterraine, avant le développement de la tige aérienne.

Chez ces deux espèces, l'accroissement des racines adventives va en diminuant à mesure que l'on s'éloigne de la tige aérienne terminale.

Au point de vue du développement anatomique de l'appareil conducteur, on peut distinguer deux périodes dans l'évolution annuelle du rhizome.

La première correspond à la croissance souterraine du jeune rhizome. L'apparition des premiers tubes criblés précède de beaucoup celle des premiers vaisseaux ligneux. Le premier vaisseau apparaît plus tôt et son calibre est plus grand dans le *Lathyrus* que dans l'*Artemisia*. La zone de tissu non différencié qui sépare le liber du bois est plus considérable dans cette dernière espèce.

La seconde période correspond au développement de la tige aérienne terminale. Son début est marqué dans ces deux rhizomes par une recrudescence d'activité de l'assise génératrice libéro-ligneuse et par un rapide accroissement du liber. Dans l'*Artemisia*, tant que les racines adventives ne sont pas développées sur le rhizome, le bois ne se différencie que d'une façon très lente et irrégulière; il prend son développement normal au moment de l'apparition des racines. Dans le *Lathyrus*, il continue à s'accroître régulièrement.

Enfin, chez ces deux espèces, le maximum de développement et de différenciation du système vasculaire coïncide avec le maximum de développement des racines adventives, au voisinage de la tige aérienne terminale.

CHAPITRE II

Étude du Rhizome de LYSIMACHIA VULGARIS.

I. — Morphologie externe.

Royer (1) décrit de la manière suivante le rhizome de la Lysimaque : « Drageons radicants seulement en leur quart

---

(1) Royer, *Flore de la Côte-d'Or*, *loc. cit.*

« antérieur où ils sont épaissis et deviennent ascendants. » Ces quelques mots suffisent à montrer l'intérêt que peut présenter ce rhizome au point de vue auquel je me suis placé ; la localisation des racines nous permettra de préciser leur influence sur la structure du rhizome.

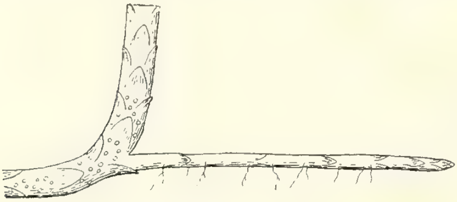


Fig. 18. — *Lysimachia vulgaris.* — Rhizome en voie de croissance souterraine. (Les racines ont été supprimées sur le rhizome précédent.)

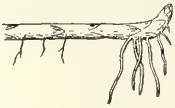


Fig. 19. — *Lysimachia vulgaris.* — Début du développement des racines et de la croissance verticale du rhizome.

Le jeune rhizome prend naissance à la base de la tige aérienne par développement d'un bourgeon axillaire souterrain (fig. 18). Le rameau ainsi formé croît d'abord horizontalement et atteint une longueur variable avec la nature du sol (de deux à cinq décimètres et au delà pour les terrains très humides). Il est muni d'écailles bien développées, séparées par des entre-nœuds de trois à six centimètres.

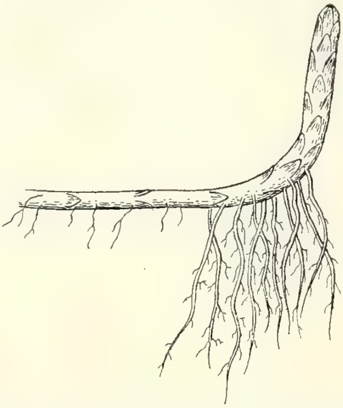


Fig. 20. — *Lysimachia vulgaris.* — Extrémité antérieure d'un rhizome ayant termin sa période de croissance souterraine.

Il n'est pas toujours, comme Royer semble le dire, complètement dépourvu de racines ; il peut en présenter quelques-unes, mais rares et filiformes ; certains individus pourront n'en posséder aucune.

Un peu avant le terme de la période de croissance souterraine, on voit de nombreuses racines adventives, bien constituées, apparaître à la base du bourgeon terminal (fig. 19). En même temps celui-ci se redresse peu à peu jusqu'à former un angle de 90° avec sa direction horizontale primitive. Les racines prennent un développement de plus en plus considérable en nombre et en taille, et le rhizome se termine par une portion verticale, fortement enracinée à sa base, dont le diamètre est sensiblement plus grand que celui de la région précédente, et dont les écailles sont beaucoup plus rapprochées (fig. 20). Sa croissance s'arrête à une faible distance au-dessous de la surface du sol.

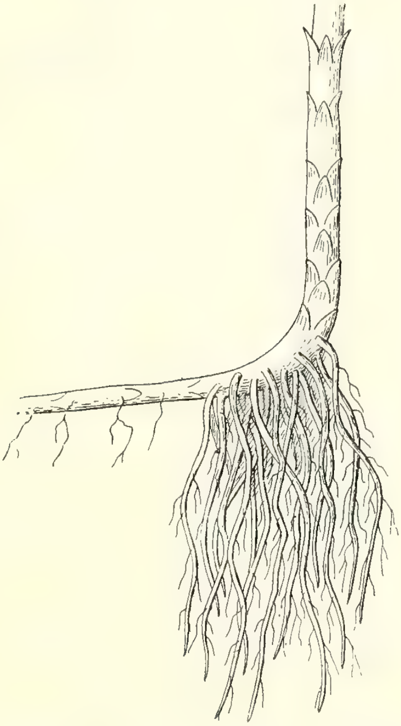


Fig. 21. — *Lysimachia vulgaris.* — Partie antérieure du rhizome pendant le développement de la tige aérienne et l'accroissement des racines.

Au moment de donner naissance à la nouvelle tige aérienne, le bourgeon terminal du rhizome reprend avec plus d'activité sa croissance verticale, vient émerger au-dessus du sol et développe la tige aérienne feuillée et florifère (fig. 21). En même temps, le faisceau de racines s'accroît considérablement et le diamètre du rhizome augmente, *mais seulement dans la région comprise entre les racines et la tige aérienne.*

II. — Développement anatomique.

Comme dans le chapitre précédent, cette étude sera divisée en deux parties: 1° structure du rhizome pendant sa croissance souterraine ; 2° structure du rhizome pendant le développement de la tige aérienne terminale. En outre, il y aura lieu d'étudier séparément dans chacune de ces parties le développement et la structure de la portion non radicante et ceux de la portion radicante du rhizome.

1° Croissance souterraine du rhizome.

A. *Période de végétation horizontale, sans racines.* — Le tissu procambial forme ici très rapidement un anneau continu par recloisonnement des cellules du méristème général à l'extrémité du bourgeon, et ses éléments prennent bientôt des cloisons tangentielles propres à en augmenter la

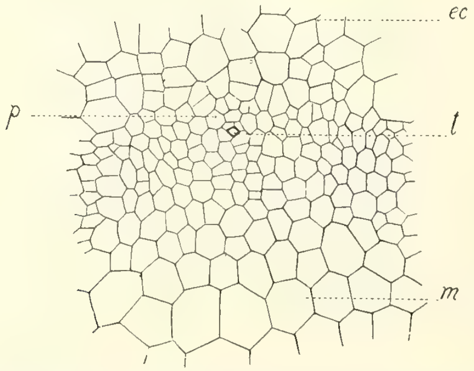


Fig. 22. — *Lysimachia vulgaris.* — Portion de l'anneau procambial à l'extrémité du bourgeon d'un rhizome en voie de croissance souterraine ; *ec*, écorce; *p*, péricycle ; *t*, tube criblé ; *m*, moelle. G = 250.

largeur. Les tubes criblés se différencient de place en place par petits îlots à la partie externe de cet anneau, mais en laissant en dehors deux ou trois assises qui forment par conséquent le péricycle (fig. 22). Ils prennent toujours une avance sensible sur les vaisseaux ligneux qui n'apparaissent que plus tard.

Lorsque ces îlots de tubes criblés constituent à peu près un anneau continu, on voit de place en place, et assez irrégulièrement, apparaître les premiers vaisseaux, à l'extrémité d'une file radiale de cellules, comprenant en moyenne quatre ou cinq éléments superposés qui séparent le premier vaisseau du dernier tube criblé (fig. 23). Ces vaisseaux augmentent progressivement en nombre, mais plutôt dans le sens latéral que dans le sens radial, en se différenciant en face des îlots de tubes criblés. La tendance à former un anneau continu se manifeste ainsi de très bonne heure, mais d'une manière imparfaite par suite de la lente différenciation des vaisseaux du bois. Ceux-ci mesurent 10 μ de diamètre en moyenne.

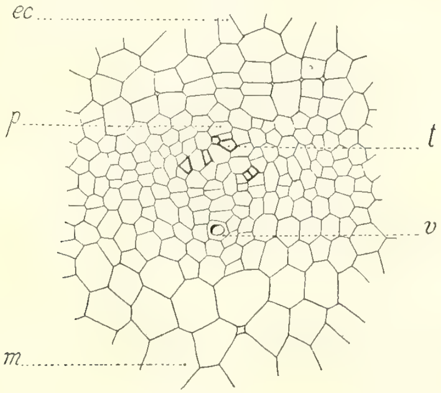


Fig. 23. — *Lysimachia vulgaris.* — Portion de l'anneau libéro-ligneux dans le bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine; *ec*, écorce; *p*, péricycle; *t*, tubes criblés; *v*, premier vaisseau ligneux; *m*, moelle. G = 250.

A la base du bourgeon terminal, la structure de l'appareil conducteur sera la suivante: un assez grand nombre d'îlots libériens répartis suivant un cercle et en face de chacun desquels se sont différenciés quatre ou cinq vaisseaux (fig. 24). Ces ébauches de faisceaux sont réunies par des arcs de tissu non différencié, provenant de la multiplication des cellules de l'anneau procambial. L'assise la plus interne de l'écorce épaissit légèrement et lignifie les parois radiales de ses cellules, et forme l'endoderme.

Suivons maintenant l'accroissement de cette structure dans un rhizome parvenu au moment où son bourgeon terminal va s'enraciner et devenir ascendant.

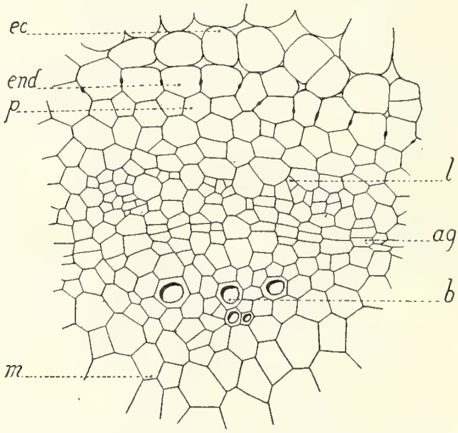


Fig. 24. — *Lysimachia vulgaris.* — Portion de l'anneau libéro-ligneux à la base du bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine, avant le développement du faisceau de racines; *ec*, écorce; *end*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber; *ag*, assise génératrice; *b*, bois; *m*, moelle. G = 250.

En ce qui concerne l'appareil conducteur, on remarque principalement la lenteur de son accroissement dans le sens radial. Le liber ne subit que peu de modifications et se développe médiocrement. Le bois forme assez rapidement un anneau continu par l'augmentation du nombre de ses vaisseaux dans le sens latéral, et par la lignification des éléments interposés.

Dans les parties les plus différenciées, c'est-à-dire dans la région postérieure, on trouve un anneau libéro-ligneux continu, de médiocre épaisseur, le bois ne comprenant que deux ou trois vaisseaux superposés. L'assise génératrice semble ne fonctionner qu'avec une extrême lenteur.

Les éléments péricycliques sont en partie sclérifiés. Dans le parenchyme cortical et médullaire, la seule différenciation à signaler est celle de quelques fibres sclérifiées isolées. Il n'y a pas de formations secondaires subéro-phellodermiques.

B. *Développement de la région enracinée.* — Le développement général de cette portion du rhizome s'effectue d'une manière analogue à celui de la région précédente, mais avec une accélération sensible pour le système conducteur et principalement pour le bois dont les vaisseaux augmentent plus rapidement en nombre (fig. 25).

Néanmoins, et contrairement à ce que l'on aurait pu prévoir, il n'y a pas lieu d'accorder ici une influence considérable à la présence des racines sur cette région du rhizome. J'ai pourtant observé chez quelques individus un développement du bois beaucoup plus considérable dans la région enracinée que dans la région horizontale et plus ancienne du rhizome.

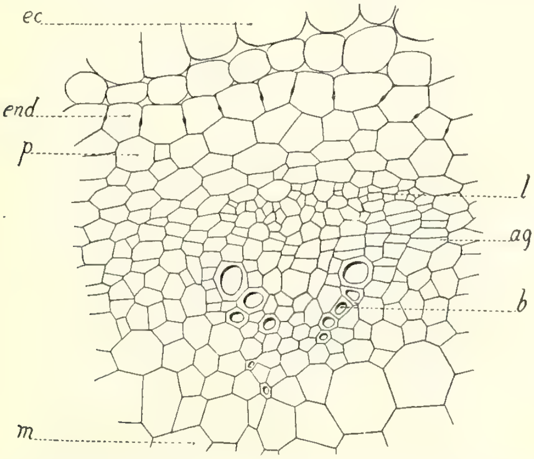


Fig. 25. — *Lysimachia vulgaris.* — Portion de l'anneau libéro-ligneux à la base du bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine, pendant le développement du faisceau de racines; mêmes lettres que pour la figure 24. G = 250.

2° STRUCTURE DU RHIZOME PENDANT LE DÉVELOPPEMENT DE LA TIGE AÉRIENNE.

Au moment de l'apparition des premières feuilles aériennes, les parties du rhizome les plus voisines présentent, comme nous l'avons vu dans les espèces précédentes, une recrudescence d'activité de l'assise génératrice suivant toute la circonférence de l'anneau libéro-ligneux, et un rapide accroissement du système conducteur, mais principalement du liber. Cette accélération se constate dans toute la longueur de la région du rhizome comprise entre le faisceau de racines et la tige aérienne en voie de développement.

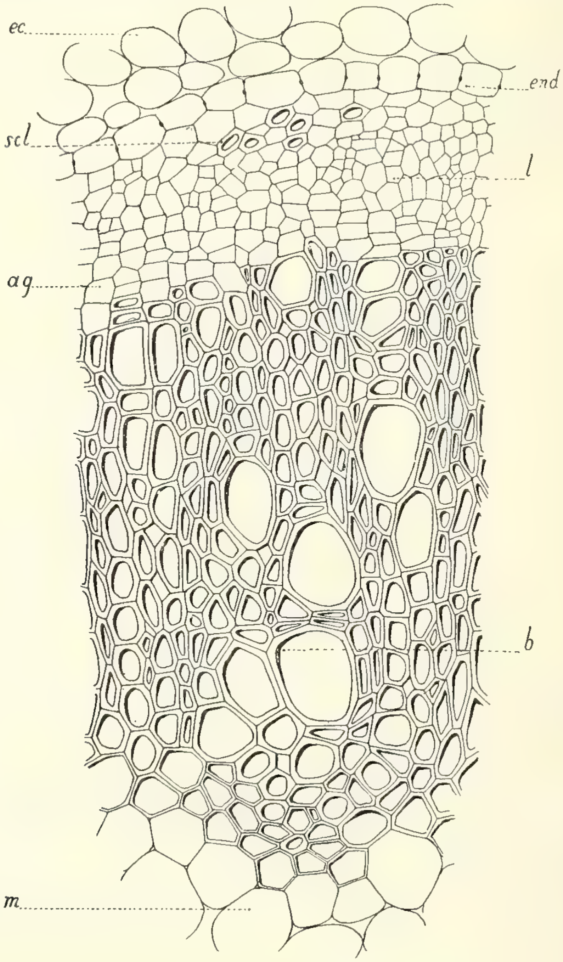


Fig. 26. — *Lysimachia vulgaris.* — Portion de l'anneau libéro-ligneux dans la partie du rhizome comprise entre le faisceau de racines et la tige aérienne développée; *ec*, écorce; *end*, endoderme; *scl*, sclérenchyme péricyclique et libérien; *l*, liber; *ag*, assise génératrice ; *b*, bois ; *m*, moelle. G = 250.

Étudions maintenant les différentes parties d'un rhizome terminé par la tige aérienne développée, et considérons successivement la portion comprise entre les racines et la tige aérienne, et celle qui s'étend en arrière des racines.

A. *Portion du rhizome comprise entre les racines et la tige aérienne.* — L'examen d'une série de coupes ne montre pas de variations sensibles suivant toute l'étendue de cette région, que les parties auxquelles on s'adresse soient les plus proches des racines ou de la tige aérienne. La description d'une coupe prise dans la partie moyenne nous suffira donc ici.

Le liber ne présente pas de modifications sensibles dans sa largeur ou dans le nombre de ses éléments, depuis le moment où nous l'avons vu s'accroître rapidement, lors du développement des premières feuilles aériennes. Il n'en est pas de même pour le tissu vasculaire; il a pris, en effet, un développement important pendant la croissance de la tige aérienne (fig. 26). Il forme maintenant un anneau mesurant en moyenne de 250 à 300 μ de largeur (1), entièrement lignifié, avec des vaisseaux de gros calibre et dont le nombre varie entre cinq et six suivant une file radiale.

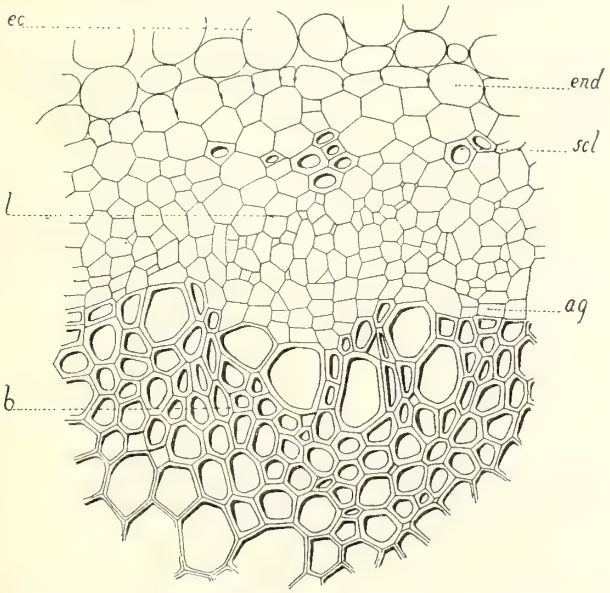


Fig. 27. — *Lysimachia vulgaris.* — Portion de l'anneau libéro-ligneux dans la région du rhizome située en arrière du faisceau de racines, la tige aérienne étant développée ; mêmes lettres que pour la figure 26. G = 250.

---

(1) Ces chiffres et ceux de la région suivante sont donnés d'après un même rhizome. Ils sont susceptibles de variations selon la vigueur plus ou moins grande des individus, mais on peut considérer leurs rapports comme constants.

B. *Portion du rhizome située en arrière des racines.* — Dans cette région, le système conducteur ne subit pour ainsi dire aucune modification pendant le développement de la tige aérienne. Le fonctionnement de l'assise génératrice semble s'être arrêté au moment où la région enracinée a commencé à se développer. Le liber ne forme qu'un anneau étroit, comprenant trois ou quatre assises d'éléments ; l'anneau ligneux mesure 70 μ de largeur avec deux ou trois vaisseaux superposés (fig. 27). Seuls les éléments de soutien (sclérenchyme péricyclique, fibres corticales et médullaires) peuvent avoir augmenté leur différenciation.

La transition entre cette portion du rhizome dont le développement s'est arrêté, et la précédente où il s'est poursuivi pendant la croissance de la tige aérienne, se fait dans la région de l'enracinement. En arrière de la dernière racine, on ne trouve plus aucune modification dans toute l'étendue du rhizome.

RÉSUMÉ DU CHAPITRE II

Dans chacune des deux périodes (croissance souterraine et développement de la tige aérienne) par lesquelles passe le rhizome de la Lysimaque au cours de son évolution annuelle, il faut distinguer : 1° la portion horizontale sans racines, ou à racines très réduites ; 2° la portion verticale fortement enracinée.

Pendant la croissance souterraine du rhizome, la différenciation des tissus se fait d'une manière sensiblement identique dans ces deux portions ; mais il se manifeste une accélération, principalement du côté du bois, dans le développement de la partie enracinée.

Pendant le développement de la tige aérienne, aucune modification ne se produit dans la structure acquise par la portion non enracinée pendant la période précédente. Dans la partie enracinée, le développement des premières feuilles aériennes accélère l'activité de l'assise génératrice et augmente rapidement l'importance du liber. Le bois acquiert ultérieurement un développement beaucoup plus considérable en largeur, et en nombre de vaisseaux ; cet accroissement se poursuit pendant tout le développement de la tige aérienne ; il est limité à la portion du rhizome comprise entre les racines et la tige aérienne.

CHAPITRE III

Étude de différents Rhizomes.

Ce chapitre sera consacré à l'étude de l'évolution annuelle de quelques rhizomes, que je diviserai en deux groupes d'après la présence ou l'absence de racines pendant la période de croissance souterraine.

I. — Rhizomes sans racines pendant leur croissance souterraine.

TANACETUM VULGARE.

Morphologie externe. — Le port général du *Tanacetum* rappelle beaucoup celui de l'*Artemisia vulgaris* ; le rhizome a la même origine et le même mode de développement, mais il peut atteindre des proportions beaucoup plus considérables. Suivant la règle générale, il provient d'un bourgeon qui se développe à la base de la tige aérienne ayant à peu près terminé sa croissance. Il forme un rameau souterrain horizontal de trois à quatre millimètres de diamètre, muni d'écailles, à entre-nœuds assez allongés, et acquiert une longueur variable avec les terrains, généralement comprise entre vingt et quarante centimètres. Au moment de donner la nouvelle tige aérienne, le bourgeon terminal se redresse peu à peu, et, sorti du sol, forme une rosette de feuilles (fig. 28). Les deux ou trois premières sont développées lorsque les premières racines adventives apparaissent sur le rhizome ; celles-ci naissent d'abord à la base de la rosette de feuilles, puis continuent à se développer d'avant en arrière (fig. 29). Leur nombre et leur grosseur atteignent toujours leur maximum au voisinage de la tige aérienne en voie de croissance, et diminuent en s'en éloignant.

Développement anatomique. — Dans le bourgeon terminal, on constate ici encore une très grande précocité de la différenciation des tubes criblés par rapport à celle des vaisseaux ligneux. Les premiers tubes se différencient de très bonne heure à la partie externe et dans la dernière assise des cordons de procambium ; leur nombre augmente rapidement. Pendant ce temps les cellules de la portion interne des faisceaux se divisent par des cloisons tangentielles et donnent ainsi un certain nombre de files de cellules alignées radialement. Ces files comptent en moyenne de six à huit éléments lorsque se différencie le premier vaisseau du bois. Celui-ci, de très petit calibre, apparaît à l'extrémité d'une file médiane ; sa durée est en général très courte, et il commence souvent à s'atrophier au moment de la différenciation du vaisseau qui lui est immédiatement superposé. Les vaisseaux qui viennent ensuite se différencient, les uns suivant la file qui a donné le premier, les autres suivant des files parallèles à celle-ci, dont elles sont généralement séparées par une ou deux files non différenciées. Cette différenciation des vaisseaux du

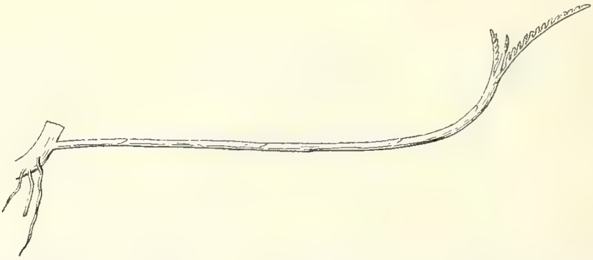


Fig. 28. — *Tanacetum vulgare.* — Rhizome terminé par les premières feuilles aériennes et ne possédant pas encore de racines adventives.

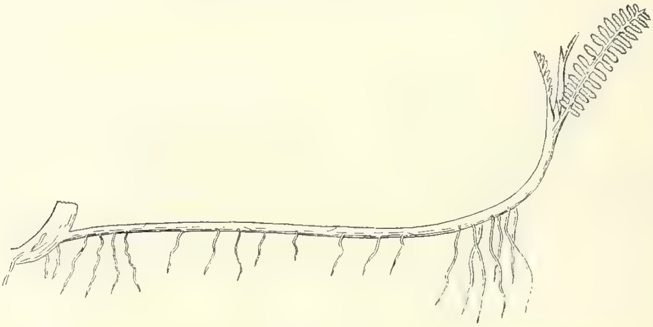


Fig. 29. — *Tanacetum vulgare.* — Développement des racines adventives sur le rhizome.

bois est d'ailleurs très lente, surtout si on la compare à celle du liber qui augmente rapidement.

En même temps les cellules du conjonctif situé entre les faisceaux primitifs se sont recloisonnées de manière à les réunir par un anneau continu de méristème secondaire ; au bord externe de ce méristème se différencient par petits îlots de nouveaux tubes criblés, en face desquels des vaisseaux ligneux apparaîtront ultérieurement.

Au milieu du premier entre-nœud après le bourgeon terminal, l'appareil conducteur comprendra un certain nombre de faisceaux dans lesquels le liber est bien développé ; il présente à sa partie externe les premiers tubes criblés en voie de dégénérescence, et à la partie interne de nouveaux éléments en période d'activité. Le bois, séparé du liber par deux ou trois assises non différenciées, est constitué en moyenne par trois files parallèles de vaisseaux dont les deux derniers seuls semblent capables de fonctionner comme éléments conducteurs, les premiers étant entrés en voie de dégénérescence, ou même presque complètement atrophiés. Entre les vaisseaux le parenchyme reste cellulosique. Ces faisceaux sont reliés par un anneau continu de liber en face duquel se sont différenciées de place en place quelques files de deux ou trois vaisseaux du bois, réunies par une ou deux assises de parenchyme ligneux.

En étudiant une série de coupes pratiquées dans toute la longueur d'un rhizome ayant à peu près terminé sa croissance souterraine, on peut suivre l'accroissement d'ailleurs très lent de cette structure. Les parties les plus âgées présentent un anneau continu de liber dont la portion externe est en voie de sclérification. Le bois forme également un anneau continu de cinq ou six assises d'éléments (vaisseaux et parenchyme ligneux).

Quelques îlots de sclérenchyme apparaissent dans l'écorce, l'épiderme s'exfolie et est remplacé par quelques assises de liège d'origine sous-épidermique.

Au moment où les premières feuilles se développent au-dessus du sol, l'assise génératrice entre dans une période de cloisonnements très actifs. Le liber augmente rapidement par rapport au bois, en ce sens que les tubes criblés se différencient de très bonne heure et en grand nombre. Du côté du bois, le méristème secondaire issu du fonctionnement de l'assise génératrice ne reste pas cellulosique comme dans l'*Artemisia*; ses éléments se différencient en parenchyme ligneux, mais sans vaisseaux, ou avec quelques rares vaisseaux. Ces modifications ne se produisent que dans les parties du rhizome les plus voisines de la tige aérienne en voie de croissance.

Le développement des racines sur le rhizome détermine un rapide accroissement du bois. L'anneau ligneux prend bientôt une largeur double ou triple de celle qu'il avait précédemment, et il se forme des vaisseaux nombreux et de gros calibre.

Si l'on compare entre elles les coupes pratiquées suivant toute l'étendue du rhizome, au moment où les racines sont bien développées et où la tige terminale est avancée dans sa croissance, on constate toujours les mêmes rapports entre l'importance des racines et le degré de différenciation du tissu vasculaire dans les régions correspondantes du rhizome. Le tableau suivant nous donnera la largeur de l'anneau ligneux et le nombre de vaisseaux par file radiale, formés depuis l'apparition des racines dans la région antérieure, fortement enracinée, et dans les régions moyenne et postérieure pourvues de racines rares et peu développées.

Régions.	Largeur de l'anneau ligneux en μ.	Nombre de vaisseaux suivant une file radiale.
Antérieure	520	10
Moyenne	110	4
Postérieure	200	5

De l'examen de ce tableau on peut conclure, d'une part, que le bois atteint son maximum dans la région voisine de la tige aérienne et fortement enracinée ; d'autre part, que dans la partie médiocrement pourvue de racines réparties d'une manière à peu près uniforme, l'accroissement beaucoup plus lent se poursuit régulièrement des parties les plus âgées aux plus jeunes.

ACHILLEA MILLEFOLIUM.

Morphologie externe. — La base souterraine de l'*Achillea Millefolium* peut donner naissance à plusieurs ramifications.

Elles proviennent de bourgeons situés au niveau d'un important faisceau de racines et croissent horizontalement à une faible profondeur au-dessous de la surface du sol (fig. 30).

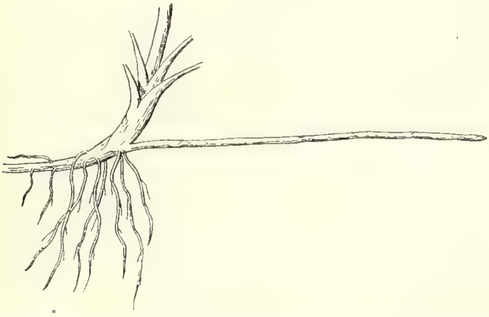


Fig. 30. — *Achillea Millefolium.* — Rhizome en voie de croissance souterraine.

Leur longueur est variable avec la saison et avec le terrain ; certains rhizomes nés au commencement de l'été et donnant une tige aérienne dans le courant de la même saison sont beaucoup plus courts que ceux qui apparaissent à l'arrière-saison.

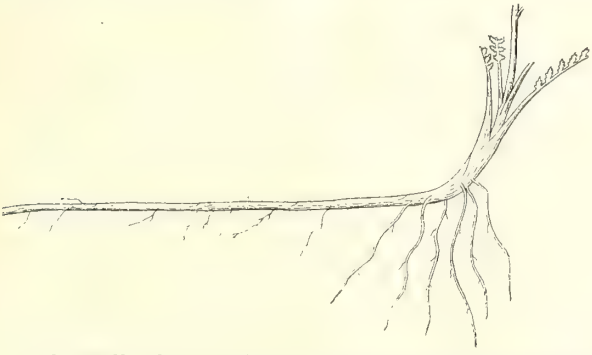


Fig. 31. — *Achillea Millefolium.* — Rhizome terminé par la tige aérienne et muni de racines adventives à la base de celle-ci.

Parvenu au terme de sa croissance souterraine, le rhizome redresse insensiblement son bourgeon terminal qui vient se développer en une rosette de feuilles à la surface du sol. Presque aussitôt les racines apparaissent d'avant en arrière et forment bientôt un faisceau abondant à la base de la rosette, au milieu de laquelle se développera la tige florifère (fig. 31).

Développement anatomique. — Dans le rhizome en voie de croissance, la différenciation du tissu conducteur suit une marche identique à celle que nous avons observée dans le *Tanacetum vulgare*; il suffira donc ici d'en résumer rapidement l'étude. Le liber se différencie de très bonne heure à la périphérie externe des cordons procambiaux. Ceux-ci multiplient activement leurs éléments, principalement au moyen de cloisons tangentielles qui donnent en dedans du liber des files de cellules alignées radialement. En même temps des cloisonnements de même ordre se produisent dans le tissu conjonctif entre ces faisceaux primitifs, les réunissant ainsi en un anneau continu. Les tubes criblés se différencient rapidement à la partie externe de cet anneau. Les vaisseaux du bois n'apparaissent que plus tard ; ils augmentent en nombre beaucoup plus lentement, et les premiers commencent bientôt à s'atrophier.

En étudiant les parties de plus en plus âgées d'un rhizome qui a terminé sa croissance souterraine, on voit cette structure continuer à s'accroître, le bois augmentant d'une manière beaucoup plus lente que le liber. Dans les parties les plus différenciées on trouve un anneau à peu près continu dans lequel la largeur du liber égale environ celle du bois. Celui-ci comprend en moyenne deux ou trois assises d'éléments entièrement lignifiés, parmi lesquels les vaisseaux sont rares et de petit calibre.

Par suite de l'apparition rapide des racines adventives sur le rhizome pendant le développement des premières feuilles aériennes, je n'ai pas pu observer chez l'*Achillea Millefolium* une structure correspondant au moment où le rhizome est terminé par des feuilles aériennes sans posséder de racines. J'ai cependant pu constater, en comparant plusieurs coupes, l'accélération du fonctionnement de l'assise génératrice et l'augmentation du liber à l'extrémité du rhizome voisine des jeunes feuilles, tandis que du côté du bois il se forme rapidement quelques assises de parenchyme ligneux sans vaisseaux.

Au moment où le rhizome est terminé par une rosette de feuilles bien développées et munies de racines adventives, le bois augmente rapidement en largeur et en nombre de vaisseaux. Néanmoins le calibre de ceux-ci est encore relativement réduit (20 μ). Il ne devient beaucoup plus considérable que lorsque la tige feuillée et florifère se dresse au milieu de la rosette; les vaisseaux ont alors un calibre moyen de 50 μ.

Le tableau suivant montrera le degré d'importance de l'anneau ligneux dans les différentes parties d'un rhizome terminé par la tige complètement développée.

Régions.	Largeur de l'anneau ligneux en μ.	Nombre de vaisseaux suivant une file radiale.
Antérieure	820	10
Moyenne	450	7
Postérieure	550	8

Les nombres fournis par ce tableau sont tout à fait comparables à ceux que nous avons obtenus pour le *Tanacetum vulgare*, et nous pouvons en tirer des conclusions identiques : le maximum de différenciation se trouve dans la région fortement enracinée et voisine de la tige aérienne ; en arrière l'accroissement est plus lent et se produit des parties les plus âgées aux plus jeunes.

SAPONARIA OFFICINALIS.

Morphologie externe. — Les jeunes rhizomes de la Saponaire proviennent du développement de bourgeons situés soit à la base de la tige aérienne, soit en des points divers de l'ancien rhizome. Leur ensemble constitue par conséquent un système très ramifié. Pendant sa croissance, le jeune rhizome est entièrement dépourvu de racines. Celles-ci apparaissent à peu près en même temps que la tige aérienne. Elles sont exclusivement localisées aux nœuds et s'accroissent, suivant la règle générale, beaucoup plus à la base de la tige aérienne en voie de croissance que dans les parties postérieures du rhizome.

Développement anatomique. — Le tissu procambial s'organise très rapidement ici en un anneau continu d'une certaine largeur. Les tubes criblés apparaissent de très bonne heure ; ils se différencient dans les cellules de l'assise moyenne de l'anneau procambial, laissant en dehors d'eux une large zone péricyclique qui comprend en moyenne cinq ou six assises d'éléments (fig. 32). Les tubes criblés forment dès leur apparition un anneau continu, en dedans duquel les cellules se disposent en files radiales par une série de cloisonnements tangentiels.

Un peu plus tard, et çà et là, un vaisseau ligneux se différencie à l'extrémité interne de ces files, sans qu'il soit possible de déterminer la place de faisceaux individualisés. D'autres vaisseaux se différencient latéralement suivant la circonférence amorcée par les premiers (fig. 33).

A la base du bourgeon terminal, on trouve en dedans de l'écorce une zone péricyclique très développée, formée d'éléments non différenciés, puis une ou deux assises libériennes renfermant les premiers tubes criblés en voie de dégénérescence. Au-dessous, de nouveaux tubes criblés constituent un anneau continu. En dedans du liber on remarque cinq ou six assises de cellules alignées radialement, à la partie interne desquelles se trouve çà et là un vaisseau, ou plus rarement deux vaisseaux superposés, tendant à former un anneau continu.

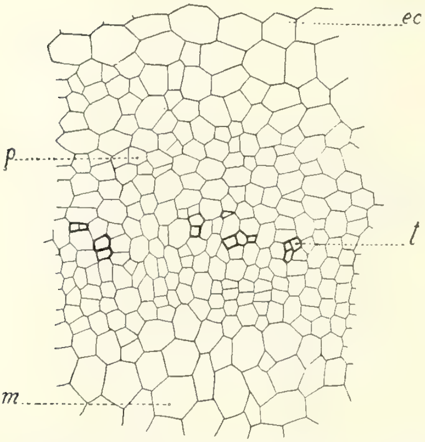


Fig. 32. — *Saponaria officinalis.* — Apparition des premiers tubes criblés dans le bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine ; *ec*, écorce ; *p*, péricycle ; *t*, tubes criblés ; *m*, moelle. G = 250.

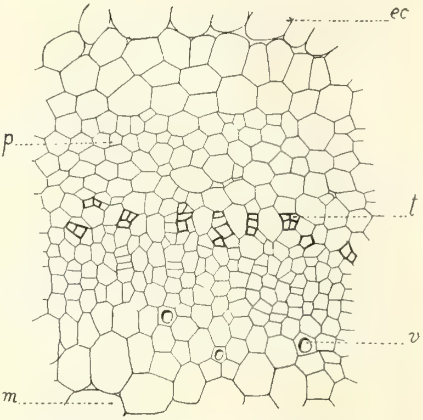


Fig. 33. — *Saponaria officinalis.* — Apparition des premiers vaisseaux ligneux dans le bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine ; *v*, premiers vaisseaux ligneux ; les autres lettres comme pour la figure 32. G = 250.

En suivant le développement de cette structure dans un rhizome à peu près parvenu au terme de son accroissement souterrain, on voit le bois augmenter très lentement, sans vaisseaux de gros calibre. Il forme un anneau à peu près continu, sans parenchyme ligneux, les éléments qui séparent les vaisseaux restant cellulosiques. Les premiers vaisseaux que nous avons vus se différencier ne tardent pas à s'atrophier et à disparaître peu à peu ; ils sont remplacés par d'autres vaisseaux qui leur sont superposés et de calibre un peu plus considérable. On trouve ainsi dans les parties les plus âgées et les plus différenciées du rhizome un anneau constitué par des files de deux ou trois vaisseaux superposés, au maximum, séparés latéralement par un parenchyme cellulosique (fig. 34).

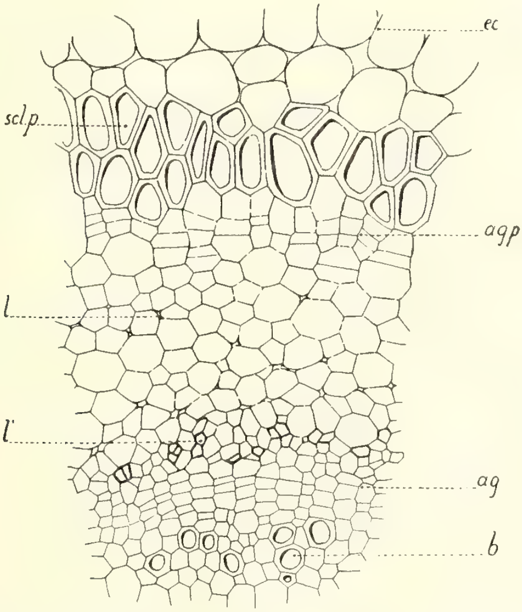


Fig. 34. — *Saponaria officinalis.* — Portion de l'anneau libéro-ligneux et du péricycle à la base du rhizome ayant à peu près terminé sa période de croissance souterraine ; *ec*, écorce ; *scl. p*, sclérenchyme péricyclique ; *ag. p*, assise génératrice subéro-phellodermique ; *l*, ancien liber, dont les tubes criblés sont en voie de disparition ; *l'*, liber plus récemment formé ; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse et méristème secondaire ; *b*, bois. G = 250.

Le liber s'accroît beaucoup plus rapidement. Les premières assises forment une large zone dans laquelle on distingue encore, çà et là, la trace des tubes criblés atrophiés ; ils sont comprimés et écrasés par les éléments conjonctifs qui les environnent et dont le volume s'accroît souvent d'une manière considérable. Il se forme d'une manière continue, à la partie interne, de nouvelles assises de liber dont les éléments en voie de fonctionnement constituent une zone parfaitement reconnaissable.

Dans le péricycle, on voit peu à peu les deux ou trois assises les plus externes agrandir leurs éléments en les étirant un peu dans le sens radial ; leurs membranes s'épaississent légèrement, puis se sclérifient. A ce moment des cloisonnements tangentiels apparaissent dans l'assise située immédiatement au-dessous de ces éléments ; ils forment une assise génératrice subéro-phellodermique, au-dessus de laquelle seront exfoliées l'écorce et les assises sclérifiées du péricycle.

Les racines adventives apparaissant sur le rhizome de la Saponaire en même temps que se développent les premières feuilles aériennes, je n'ai pu observer sur aucun des échantillons que j'ai étudiés une structure anatomique correspondant au stade si caractérisé dans l'*Artemisia vulgaris*, où les feuilles prennent un développement assez considérable en l'absence de racines. Je mentionnerai donc simplement la recrudescence d'activité de l'assise génératrice, tant du côté du bois que de celui du liber. Le bois présente alors des vaisseaux de gros calibre, double ou triple de celui des vaisseaux formés pendant la période précédente. L'accroissement de l'anneau ligneux se produit d'abord régulièrement des parties les plus anciennes aux plus jeunes, mais il est à remarquer que la sclérification du parenchyme ligneux marche en sens inverse, des parties les plus jeunes aux plus âgées, et qu'elle peut même n'affecter celles-ci que d'une manière très incomplète.

Plus tard, lorsque la tige aérienne est bien développée et que les racines décroissent en nombre et en taille à mesure qu'elles s'en éloignent, on constate, en ce qui concerne le développement du bois dans les différentes parties du rhizome, des différences analogues à celles que nous avons observées dans les espèces précédentes.

Régions.	Largeur de l'anneau ligneux en μ.	Nombre de vaisseaux suivant une file radiale.
Antérieure	800	15
Moyenne	390	8
Postérieure	320	7

Le maximum de différenciation, correspondant au plus grand développement des racines adventives, se trouve dans les régions les plus jeunes, au voisinage de la tige aérienne. A mesure que l'on étudie des régions plus éloignées et plus anciennes du rhizome, on voit le bois décroître avec les racines. Il faut ajouter ici le degré de sclérification du parenchyme ligneux : elle affecte toute la largeur de l'anneau dans la région antérieure, la moitié dans la région moyenne, et quelques éléments isolés seulement dans la région postérieure.

ADOXA MOSCHATELLINA.

Le jeune rhizome de l'*Adoxa Moschatellina* forme tout d'abord un rameau souterrain très grêle, non pourvu de racines adventives. Parvenu au terme de sa croissance souterraine, son extrémité antérieure se renfle et acquiert un diamètre double de celui de la partie postérieure, sur une longueur de deux centimètres environ. La tige aérienne se développe à l'extrémité de cette partie renflée, sur laquelle apparaît, en même temps, un faisceau unique de racines. D'une manière presque générale, la partie postérieure et filiforme du rhizome se détruit complètement pendant le développement de la tige aérienne.

Je ne reviendrai pas ici sur les détails de la structure du rhizome de l'Adoxa, qui a été étudiée par MM. Van Tieghem (1) et Costantin (2) et plus récemment par M. Novak (3). J'insisterai seulement sur le fait que la destruction des parties situées en arrière des racines peut être considérée comme l'exagération de ce que nous avons vu dans le rhizome de *Lysimachia vulgaris* où cette portion, tout en persistant pendant le développement de la tige aérienne, ne présente pour ainsi dire aucun accroissement.

Si nous considérons le tissu conducteur dans la portion antérieure du rhizome, nous constaterons, avant le développement de la tige aérienne et celui des racines, une grande importance du liber par rapport au bois qui est très réduit. Celui-ci prend ultérieurement un développement plus considérable dans la partie comprise entre le faisceau de racines et la tige aérienne.

---

(1) Van Tieghem, *Anatomie de la Moschatelline, loc. cit.*

(2) Costantin, *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones, loc. cit.*

(3) Novak, *Beiträge zur Morphologie und Anatomie von Adoxa Moschatellina.* Prague, 1902. (Bot. Centralblatt. B^d XC, N° 20, p. 545.)

II. — Rhizomes sur lesquels les racines adventives naissent pendant la croissance souterraine.

LYCOPUS EUROPÆUS.

Morphologie externe. — Les jeunes rhizomes naissent au nombre de un ou deux sur la base souterraine de la tige aérienne, généralement un peu au-dessous du point où les racines adventives présentent leur maximum de développement. Pendant leur croissance souterraine et horizontale, des racines adventives se développent régulièrement à chaque nœud (fig. 35); elles y sont exclusivement localisées et aucune n'apparaît sur les entre-nœuds. Au moment de donner la tige aérienne, le bourgeon terminal se redresse peu à peu pour sortir du sol. Pendant le développement de la tige, les racines prennent un accroissement considérable à la base de celle-ci, accroissement qui diminue à mesure que l'on s'en s'éloigne; il en est de même pour le diamètre du rhizome. Le *Lycopus europæus* est, parmi les espèces que j'ai étudiées, celle sur laquelle cette direction de l'accroissement se manifeste de la façon la plus frappante.

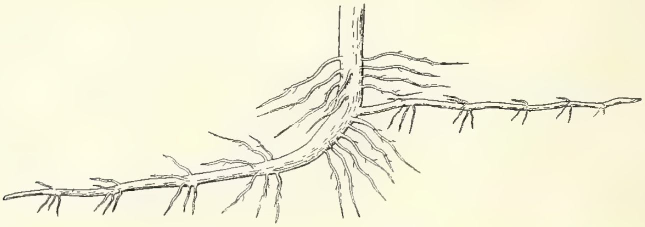


Fig. 35. — *Lycopus europæus.* — A droite, rhizome en voie de croissance horizontale, muni de racines adventives à chaque nœud; à gauche, rhizome ayant donné la tige aérienne.

Développement anatomique. — Le tissu procambial forme ici au début quatre faisceaux principaux, entre lesquels s'organise une zone semblable qui les réunit en un anneau continu dans lequel se différencient des faisceaux de second ordre. Les tubes criblés apparaissent toujours les premiers dans la seconde assise du procambium, laissant à l'extérieur une assise péricyclique. En même temps se forment les cloisons tangentielles et les files radiales de cellules. Les deux premiers vaisseaux se superposent suivant la file médiane; puis d'autres vaisseaux se différencient à la hauteur du dernier et dans des files parallèles, symétriquement séparées de la file médiane par une ou deux files non différenciées; à ce moment on trouve encore quelques faisceaux d'ordre secondaire dans lesquels le liber seul est différencié.

A la base du bourgeon terminal, les quatre faisceaux principaux sont assez bien développés. En dedans de l'assise péricyclique, le liber forme d'abord une zone comprenant cinq ou six assises dans lesquelles les premiers tubes criblés sont en voie de disparition; puis vient une seconde zone d'une largeur à peu près équivalente, dans laquelle les tubes criblés sont très nombreux. La zone d'éléments non différenciés ne comprend que deux ou trois assises, et vers l'intérieur le bois est constitué par sept ou huit files de deux à quatre vaisseaux dans un parenchyme non lignifié. Les faisceaux formés postérieurement présentent tous un liber bien développé et un degré de différenciation variable des vaisseaux du bois.

Cette structure s'accroît régulièrement; elle est constituée de la manière suivante à la base d'un rhizome ayant terminé sa croissance souterraine : le bois et le liber forment un anneau continu dans lequel les quatre faisceaux primitifs restent parfaitement distincts. Le bois présente dans ces faisceaux une largeur double de celle du liber; cette largeur est égale à celle du liber entre les faisceaux. Il est formé par des vaisseaux de calibre moyen réunis par un parenchyme entièrement sclérifié. On observe également dans chaque faisceau la sclérification des parties anciennes du liber et celle de la région correspondante du péricycle. Au-dessus, l'endoderme lignifie les parois radiales de ses cellules.

Au moment de l'apparition des premières feuilles, il se produit un accroissement rapide du système conducteur dans toute l'étendue du rhizome.

Lorsque la tige aérienne a pris un certain développement et que les racines s'accroissent d'avant en arrière sur le rhizome, le bois présente une structure et un degré de développement différents : il s'accroît beaucoup plus rapidement, ses vaisseaux sont plus nombreux et de calibre beaucoup plus considérable. Cet accroissement se poursuit d'avant en arrière ; il est rigoureusement proportionné, pour une région donnée, au degré d'importance des racines correspondantes. Le tableau suivant nous donnera une idée de ces différences de développement. Les mesures sont prises dans les faisceaux principaux.

Régions.	Largeur du bois en μ.	Nombre de vaisseaux suivant une file radiale.
Antérieure	300	6
Moyenne	110	2
Postérieure	0	0

On voit ainsi que, dans les régions les plus éloignées de la tige aérienne, il ne s'est produit aucune nouvelle formation pendant le développement de celle-ci.

TEUCRIUM SCORODONIA.

Morphologie externe. — Les jeunes rhizomes se forment en des points différents, soit à la base de la tige aérienne, soit en des parties plus ou moins éloignées du rhizome précédent. Dans ce second cas, les premiers se développent au voisinage de la tige aérienne et les suivants s'en éloignent de plus en plus. Ils sont pourvus de racines adventives sur toute leur longueur. Lors de la croissance de la tige aérienne, celles qui sont voisines de sa base augmentent en nombre et en volume ; les autres restent stationnaires et peuvent même s'atrophier.

En outre un même rhizome peut produire d'autres tiges aériennes que celle qui le prolonge directement. Les bourgeons axillaires des nœuds situés sur le rhizome peuvent se développer et donner des ramifications qui, au lieu de rester souterraines, forment immédiatement des tiges aériennes. Comme nous l'avons vu plus haut pour les ramifications souterraines, elles naissent progressivement d'avant en arrière, s'éloignant de plus en plus de la tige terminale. Dans ce cas, les racines s'accroissent à la base de chacune de ces tiges.

Développement anatomique. — Le développement souterrain d'un jeune rhizome du *Teucrium Scorodonia* suit une marche identique à celle que nous avons observée pour le *Lycopus europæus*. Au début de la croissance de la tige aérienne, on remarque d'une manière plus nette l'accélération du fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse. Le liber augmente très rapidement, ainsi que le bois dans lequel la formation des éléments est en avance de deux ou trois assises sur leur différenciation.

Lorsque le rhizome donne une seule tige terminale, les modifications observées dans sa structure sont identiques à celles du *Lycopus*, avec cette différence que seule la région située au voisinage des racines les plus développées prend un accroissement beaucoup plus considérable. Les régions moyenne et postérieure s'accroissent dans de moindres proportions, mais leurs différences sont loin d'être aussi accentuées que dans l'espèce précédente.

Dans le cas où de nouvelles tiges aériennes se développent d'avant en arrière sur le rhizome, chaque fois qu'il en apparaît une à un nœud, de nouvelles formations ligneuses se produisent dans l'entre-nœud qui lui fait suite et dont les racines augmentent en nombre et en volume.

On pourrait ajouter à ces deux plantes de la famille des Labiées la *Mentha rotundifolia* et la plupart des Labiées à rhizomes définis, dont le développement est analogue à celui des rhizomes que nous venons d'étudier.

URTICA DIOICA.

Morphologie externe. — Le rhizome de l'Ortie se comporte de la même manière que celui du *Teucrium Scorodonia*. Il peut provenir comme lui d'un bourgeon situé soit à la base de la tige aérienne, soit en des points de plus en plus éloignés sur le rhizome précédent. De même, outre la tige aérienne terminale, les ramifications successives du rhizome peuvent donner immédiatement des tiges aériennes qui se produisent progressivement d'avant en arrière, la plus jeune étant toujours la plus éloignée de la tige terminale. Pendant la période de croissance souterraine, les racines sont exclusivement localisées aux nœuds (fig. 36); pendant le développement de la tige aérienne, il peut s'en former sur toute l'étendue du rhizome. Suivant la règle générale, elles présentent leur maximum au voisinage de la base des tiges aériennes.

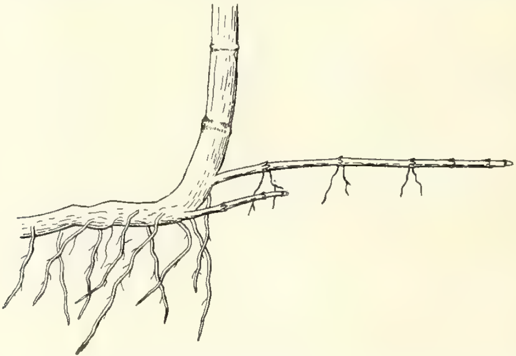


Fig. 36. — *Urtica dioica*. — A droite, rhizome en voie de croissance souterraine; à gauche, rhizome précédent, terminé par la tige aérienne.

Développement anatomique. — La différenciation des tissus dans le bourgeon terminal de la tige aérienne de l'Ortie a été décrite par M. Gravis (1) au point de vue de la localisation des cordons procambiaux et de leurs relations avec les feuilles rudimentaires du bourgeon. Ses observations s'appliquent aussi bien au bourgeon terminal du rhizome qu'à celui de la tige aérienne, et les figures de son mémoire sont identiques à celles qui pourraient être données ici. Il y a lieu toutefois de faire cette réserve que la différenciation des vaisseaux ligneux est sensiblement plus tardive dans le rhizome que dans la tige aérienne, bien qu'ici ce retard soit moindre que celui que l'on observe dans les rhizomes qui achèvent leur croissance souterraine avant d'avoir émis aucune racine adventive.

Dans le premier entre-nœud après le bourgeon on trouve six ou huit faisceaux principaux. Le liber laisse en dehors une seule assise péricyclique ; il présente deux parties : à l'extérieur, les tubes criblés sont en voie de disparition entre les éléments conjonctifs agrandis ; à l'intérieur se trouvent les tubes plus récemment formés et en voie de fonctionnement. Le liber est séparé du bois par deux ou trois assises non différenciées. A la base du bois, on remarque les premiers vaisseaux de très petit calibre en voie de dégénérescence. Les vaisseaux formés postérieurement sont de calibre un peu plus considérable.

---

(1) Gravis, *Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'Urtica dioica* L. Bruxelles, 1885.

Dans les parties les plus âgées du rhizome, cette structure s'est accrue assez lentement. La zone active du liber continue à se déplacer vers le centre, et quelques fibres se sont différenciées dans la portion du péricycle correspondante à chaque faisceau, ainsi que dans les éléments conjonctifs du liber le plus ancien. Le bois présente de quatre à six vaisseaux dans chaque faisceau ; il est réuni à celui des faisceaux voisins par des arcs scléreux d'origine secondaire. Une assise génératrice subéro-phellodermique s'est établie dans les parties profondes de l'écorce.

Étudions maintenant les modifications qui se produisent pendant le développement de la tige aérienne. Comme pour le *Teucrium*, deux cas se présentent, suivant que le rhizome donne une seule tige terminale ou plusieurs tiges latérales. Dans le premier cas, les racines atteignent leur maximum de développement à la partie antérieure du rhizome ; dans le second, il s'en trouve un fort paquet à la base de chacune des tiges.

Un rhizome ayant donné une seule tige terminale possèdera, par exemple, des faisceaux dans lesquels le bois mesurera 1 millimètre 400 μ, avec 19 ou 20 vaisseaux, au voisinage de la tige aérienne et du maximum de racines. Dans la partie postérieure, l'accroissement sera moindre et à peu près uniforme ; la largeur des faisceaux sera de 1 millimètre en moyenne avec une douzaine de vaisseaux.

Lorsque le rhizome donne plusieurs tiges latérales, toutes ses régions subissent un accroissement sensiblement uniforme.

RÉSUMÉ DU CHAPITRE III

Les différents rhizomes étudiés dans ce chapitre présentent un certain nombre de caractères communs.

1° *Pendant la période de croissance souterraine* on remarque : la précocité et l'importance relative du liber, l'apparition tardive et la lente différenciation du bois ainsi que le calibre réduit de ses vaisseaux.

2° *Pendant le développement de la tige aérienne :* la recrudescence d'activité de l'assise génératrice et la rapide augmentation du liber au début ; le développement ultérieur considérable du bois et l'augmentation du nombre et du calibre de ses vaisseaux ; les différences que présente ce développement suivant les régions du rhizome : il atteint son maximum entre le point où les racines adventives sont le plus abondantes et la base de la tige aérienne, et décroît en s'éloignant de cette région.

Chez les rhizomes qui possèdent des racines adventives pendant leur croissance souterraine, les caractères de la première période et du début de la seconde sont moins accentués que chez ceux qui ne portent de racines qu'après le développement des premières feuilles aériennes.

CONCLUSIONS

Au début de ce travail, j'ai posé dans les termes suivants la question que je me proposais d'étudier : quelle est l'influence de la tige aérienne terminale sur la structure qu'acquiert le rhizome pendant sa croissance souterraine?

D'une manière générale, nous avons observé, *pendant la période de croissance souterraine*, la précocité, la rapide augmentation et l'importance du liber par rapport au bois. Ce dernier tissu est caractérisé par son apparition tardive, la lente différenciation de ses éléments et le calibre réduit de ses vaisseaux. Si le rhizome possède des racines adventives pendant cette période, ces caractères sont atténués en ce qui concerne la lente et imparfaite différenciation du bois.

Pendant le développement des premières feuilles aériennes, l'assise génératrice active son fonctionnement et augmente rapidement l'importance du liber. Si le rhizome ne possède pas encore de racines, la différenciation du bois, ou tout au moins de ses vaisseaux, est très imparfaite.

Pendant le développement de la tige aérienne et celui des racines, le bois augmente rapidement dans le rhizome ; les caractères qu'il acquiert à ce moment (gros calibre des vaisseaux et sclérification plus complète) sont beaucoup plus voisins de ceux du bois de la tige aérienne que de ceux qu'il avait acquis pendant la période de croissance souterraine. Son maximum correspond à la région comprise entre le point où les racines sont le plus développées et la tige aérienne. Ce développement décroît à mesure que l'on s'éloigne de la tige aérienne ; il y a une relation constante entre le degré de différenciation du rhizome et le degré de développement des racines.

Pendant la période de croissance souterraine, le rhizome est entièrement maintenu à l'obscurité, incapable d'assimiler par lui-même ; il vit pour ainsi dire en parasite sur la tige dont il est issu et qui doit lui fournir non seulement les éléments nécessaires à la constitution de ses tissus, mais encore ceux qui sont destinés à y être accumulés sous forme de réserves. D'autre part, son pouvoir de transpiration se trouve extrêmement réduit. L'importance du liber, conducteur de matières élaborées, la réduction du bois, conducteur de la sève brute, sont en concordance avec ces conditions particulières de nutrition.

De même, la rapide augmentation du liber à l'apparition des premières feuilles coïncide avec la nécessité d'apporter les éléments nutritifs de réserve du rhizome au bourgeon terminal où se fait à ce moment une dépense considérable d'énergie.

Lorsque le rhizome est terminé par la tige aérienne, il doit être considéré comme en formant véritablement la base. Cette tige présente généralement une surface considérable d'assimilation et de transpiration, provoquant une ascension corrélative de sève brute. Cette sève est puisée dans le sol par les racines adventives du rhizome qu'elle doit parcourir pour se rendre dans la tige aérienne, nécessité qui entraîne l'accroissement du système vasculaire. On comprend dès lors le rapport étroit qui lie le degré de développement du bois à celui des racines. Le développement rétrograde de celles-ci peut être rapproché d'une part de la nécessité de s'accroître principalement dans les régions les plus voisines de la tige aérienne, d'autre part de ce fait que les matières nutritives sont maintenant fournies par la tige terminale et se propagent dans le rhizome d'avant en arrière.

De cet ensemble de considérations ressort la grande part d'influence qui revient aux conditions de nutrition en ce qui concerne certains caractères de la structure des rhizomes. Un même rhizome, en effet, les conditions de milieu restant identiques, peut présenter dans son système conducteur des différences aussi grandes entre deux périodes de son évolution annuelle qu'il en existe entre certains stades de ce rhizome et la tige aérienne ; toutes ces différences sont visiblement dues à des conditions différentes de nutrition.

Les modifications que présente un même rhizome dans le cours de son développement sont de même ordre que celles que M. Molliard (1) a provoquées expérimentalement en faisant développer des tiges de Radis à la lumière, en présence de substances organiques et en supprimant l'assimilation chlorophyllienne ; dans ces conditions, les matériaux nutritifs cheminent de la racine vers la tige, et celle-ci acquiert les caractères d'un rhizome en voie de formation.

---

(1) Molliard, *Structure des végétaux à la lumière, sans gaz carbonique, en présence de matières organiques* (C. R. de l'Acad. des Sc., 2 janvier 1906).

REMARQUES SUR LA FLEUR FEMELLE
DES
CHARMES, DES AUNES ET DES PACANIERS

Par Ph. van TIEGHEM

L'organisation de la fleur femelle des Charmes, dans la famille des Corylacées, des Aunes, dans la famille des Bétulacées, et des Pacaniers, dans la famille des Juglandacées, offre encore aujourd'hui plusieurs points obcurs, sur lesquels la présente Note essaie de faire quelque lumière.

I

SUR LA FLEUR FEMELLE DES CARPINÉES

Parmi les nombreuses différences bien connues qui séparent les Coudriers (*Corylus*) des Charmes (*Carpinus*) et qui font de ces deux genres les types de deux tribus très distinctes, les Corylées et les Carpinées, dans la famille des Corylacées, il en est une qui intéresse l'organisation de la fleur femelle.

Dans l'un et l'autre genre, les fleurs femelles sont, comme on sait, disposées par deux côte à côte à l'aisselle de chacune des bractées de l'épi, sessiles, formant ensemble un capitule triflore dont la fleur médiane a avorté et ayant chacune, sur son flanc externe, sa bractée mère propre.

Dans l'un et l'autre genre aussi, le calice a quatre sépales en deux paires croisées et le pistil deux carpelles superposés aux deux sépales externes, clos et concrescents entre eux en un ovaire biloculaire à loges uniovulées, concrescents également avec les sépales dans presque toute leur longueur, ce qui rend l'ovaire infère. Mais tandis que, chez les Coudriers, les deux sépales externes et les deux carpelles superposés sont médians ou antéro-postérieurs par rapport à la bractée mère propre, ils sont latéraux chez les Charmes, différence signalée par Dœll dès l'année 1848 (1), mais demeurée jusqu'à présent inexpliquée.

Ce défaut d'explication vient de ce que l'on admet, avec Eichler (2), que, dans l'un comme dans l'autre genre, le pédicelle de la fleur femelle forme d'abord à sa base, au-dessus de la bractée mère, deux bractées propres latérales.

Dans les Coudriers, ces deux bractées propres, jointes ensemble bord à bord, composent plus tard, en s'accroissant autour du fruit, l'involucre, auquel on donne improprement le nom de « cupule ». Dans les Charmes, elles formeraient de même plus tard, mais en s'unissant à la bractée mère, les deux lobes latéraux de la pièce trilobée située sous le fruit et à laquelle on donne, tout aussi improprement, le même nom. C'est là précisément que gît l'erreur qui, tant qu'elle ne sera pas corrigée, rendra impossible toute explication de la différence d'orientation constatée dans le pistil.

Dans les Coudriers, il est bien vrai que la fleur femelle commence par deux bractées propres latérales, d'où résulte nécessairement que la première paire de sépales et les deux carpelles superposés, devant se placer en croix avec elles, sont antéro-postérieurs ou médians. Il n'en saurait être autrement. Dans les Charmes, au contraire, la fleur femelle est dépourvue de bractées propres, d'où résulte nécessairement que la première paire de sépales et les deux carpelles superposés sont latéraux. Il n'en saurait non plus être autrement. La pièce trilobée, située sur le flanc externe de chacune des deux fleurs femelles, et qui plus tard s'accroît à la base de chacun des deux fruits, est ici purement et simplement la bractée mère de la fleur. Les deux lobes latéraux lui appartiennent en propre et, avec le lobe médian, forment une feuille unique. Il n'y a donc pas ici et il ne saurait y avoir d'involucre, comme chez les Coudriers.

---

(1) Dœll, *Zur Erklärung der Laubknospen der Amentaceen*, p. 15, 1848.

(2) Eichler, *Blüthendiagramme*, II, p. 17 et 19, 1878. — Voy. aussi : Prantl dans Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien*, III, 1, p. 40, 1889.

La différence réelle entre la fleur femelle des Coudriers et celle des Charmes, en général entre la fleur femelle des Corylées et celle des Carpinées, consiste donc dans la présence de deux bractées propres dans la première et leur absence dans la seconde. Médiane dans le premier genre, latérale dans le second, l'orientation du pistil en découle nécessairement et par là se trouve expliquée dans les deux cas. Cette différence dans la fleur en entraîne une autre dans le fruit, qui est entouré à sa base par un involucre propre, avec bractée mère avortée, chez les Coudriers, par la bractée mère très développée, au contraire, sans involucre, chez les Charmes.

Cette remarque offre une autre sorte d'intérêt. Dans les deux genres, les fleurs mâles sont, comme on sait, solitaires et nues à l'aisselle des bractées de l'épi. Mais tandis que, chez les Coudriers, la fleur mâle a deux bractées propres latérales, chez les Charmes, elle en est dépourvue. La similitude, ou mieux l'homologie, qui existe, sous ce rapport, entre la fleur femelle et la fleur mâle chez les Coudriers, faisait jusqu'à présent défaut chez les Charmes. La voici maintenant rétablie.

On ne peut terminer cette petite Note sans faire remarquer que plusieurs botanistes, et parmi les plus éminents, comme Decaisne (1) et Baillon (2), n'ont pas même aperçu la différence, pourtant déjà bien connue de leur temps, qui existe entre les Coudriers et les Charmes dans l'orientation du pistil par rapport à la bractée mère de la fleur femelle ; la question qu'on a ici essayé de résoudre leur a donc échappé. N'ayant pas non plus constaté l'existence des deux bractées propres latérales dans la fleur femelle des Coudriers, ils n'ont pas pu faire l'erreur de les admettre aussi dans la fleur femelle des Charmes. Pour eux, la pièce qui entoure la base du fruit, la « cupule », est donc formée dans les deux genres tout simplement par la bractée mère accrescente, ce qui est vrai, comme on l'a vu, pour les Charmes, mais faux pour les Coudriers. Chez eux, comme chez Eichler et ses adhérents, mais en sens inverse, la préoccupation de trouver des ressemblances entre les deux genres, plutôt que de rechercher des différences, a conduit à l'erreur.

---

(1) Decaisne, *Traité général de Botanique*, p. 527, 1868.

(2) Baillon, *Traité du développement de la fleur et du fruit*, p. 62, pl. VI, 1873, et *Histoire des plantes*, VI, p. 222, 1877.

II

SUR LA FLEUR FEMELLE DES AUNES

Dans les Bouleaux (*Betula*) et les Aunes (*Alnus*), qui composent la famille des Bétulacées, les fleurs mâles et les fleurs femelles sont, comme on sait, groupées par trois côte à côte à l'aisselle de chaque bractée mère de l'épi, sessiles et formant ensemble un capitule triflore.

Dans les Bouleaux, les fleurs latérales de la triade n'ont chacune, sur leur flanc externe, que leur bractée mère spéciale; elles sont dépourvues de bractées propres. Aussi chaque fleur femelle, qu'elle soit latérale ou médiane, puisqu'elle n'a pas de périanthe, dispose-t-elle transversalement les deux carpelles concrescents, fermés et uniovulés, qui constituent son pistil. Il n'y a donc ici aucune difficulté.

Il en va tout autrement chez les Aunes. Ici, les fleurs latérales de la triade ont chacune, sur leur flanc externe, deux bractées côte à côte. Dans la triade femelle, où, comme on sait, la fleur médiane avorte constamment, chaque fleur latérale, dépourvue aussi de périanthe, a néanmoins son pistil disposé transversalement, comme chez les Bouleaux. Cette disposition transversale suffit à démontrer que chaque paire de bractées latérales appartient à une seule et même feuille, c'est-à-dire à la bractée mère spéciale, dont elles sont les deux stipules, entre lesquelles le limbe a avorté. Ceci admis, en effet, elle s'explique naturellement, tout comme chez le Bouleau.

Elle demeure, au contraire, sans explication possible, si l'on admet avec Eichler (1) et la plupart des botanistes qui ont suivi, que les deux bractées de chaque paire latérale sont deux feuilles distinctes, ayant même une valeur morphologique très différente, l'externe étant la bractée mère spéciale tout entière, l'autre, plus rapprochée de la bractée mère générale, étant une bractée propre de la fleur, la seconde bractée propre située vis-à-vis ayant avorté. S'il en était ainsi, si la fleur femelle commençait par deux bractées propres, comme dans les Coudriers, le pistil serait nécessairement orienté longitudinalement, comme dans ces plantes.

---

(1) Eichler, *Blüthendiagramme*, II, p. 13, fig. 5, 1878. — Voy. aussi Prantl dans Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfam.*, III, 1, p. 39 et 40, 1889.

De ce qui précède, il faut conclure que, dans les Aunes comme dans les Bouleaux, les fleurs latérales de chaque triade, mâle ou femelle, sont dépourvues de bractées propres et n'ont, sur leur flanc externe, que leur bractée mère spéciale, d'où résulte nécessairement, en l'absence de tout périanthe, la transversalité du pistil. La différence entre les deux genres se réduit à ceci, que, dans les Bouleaux, la bractée mère spéciale développe son limbe, sans former ses stipules, tandis que, dans les Aunes, elle développe ses deux stipules, sans former son limbe.

III

SUR LA FLEUR FEMELLE DES SCORIÉES

Une différence d'orientation du pistil par rapport à la bractée mère, pareille à celle qui existe entre les Coudriers et les Charmes chez les Corylacées, et tout aussi inexpliquée jusqu'à présent, se retrouve, comme on sait, dans la fleur femelle des Juglandacées, entre les Noyers (*Juglans*), les Engelhardties (*Engelhardtia*), l'Oréomunnée (*Oreomunnea*) et les Ptérocaryers (*Pterocarya*) d'une part, où le pistil a ses deux carpelles médians, et les Pacaniers (*Scoria*) avec le Platycaryer (*Platycarya*) d'autre part, où le pistil a ses deux carpelles latéraux.

Chez toutes ces plantes, la fleur femelle porte à sa base deux bractées latérales. Dans la première série de genres, en particulier dans les Noyers, elles sont suivies d'un périanthe formé de quatre sépales en deux paires croisées, et d'un pistil dont les deux carpelles, concrescents avec les sépales jusqu'à la base du style, ce qui rend l'ovaire infère, sont antéro-postérieurs, comme il convient, suivant la règle d'alternance. Dans les Pacaniers, le périanthe n'a que deux sépales, qui sont médians et dont le postérieur seul se développe, l'antérieur avortant. Les deux carpelles qui suivent doivent donc se placer latéralement en rendant le pistil transversal, et c'est, en effet, ce qui a lieu. La difficulté ne se montre que si l'on suppose arbitrairement, avec Eichler et les auteurs qui ont suivi (1), que, dans ce genre comme dans les précédents, le calice est formé typiquement de quatre sépales, dont les deux latéraux avortent constamment. Elle disparaît si l'on s'en tient à la réalité. Il en est de même dans le Platycaryer, avec cette différence qu'ici le sépale postérieur avorte aussi, de telle sorte que l'existence typique d'un calice dimère médian n'y est attestée que par l'orientation transverse du pistil.

De cette remarque il résulte que, suivant que le calice de la fleur femelle y est tétramère, ce qui rend le pistil médian, ou dimère, ce qui le rend transversal, les six genres qui composent la famille des Juglandacées peuvent être groupés en deux tribus : les Juglandées (*Juglans*, *Engelhardtia*, *Oreomunnea* et *Pterocarya*) et les Scoriées (*Scoria* et *Platycarya*). La première a, en outre, dans la fleur mâle, un calice tétramère, qui manque à la seconde.

---

(1) Eichler, *Blüthendiagramme*, II, p. 35, 1878. — Voir aussi : Engler dans Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien*, III, 1, p. 19, 1889.

SUR LA DISSYMÉTRIE DES FEUILLES DISTIQUES

Par Ph. van TIEGHEM

Qu'il y ait souvent une relation entre la forme des feuilles et leur disposition sur la tige quand elle est distique, c'est ce qui ne paraît pas avoir été suffisamment remarqué jusqu'à présent, et ce qu'on voudrait montrer ici, à l'aide de quelques exemples.

1. *Dissymétrie dans la gaine.* — Rappelons d'abord que, chez toutes les Graminées, où les feuilles sont distiques, comme on sait, la gaine foliaire est plus large à sa base dans une de ses moitiés, qui recouvre l'autre, et que si, dans une feuille, c'est le bord droit qui recouvre, dans la suivante, c'est le bord gauche, de sorte que, dans la pousse, tous les bords recouvrants sont du même côté, tous les bords recouverts de l'autre.

De cette dissymétrie basilaire alternative des feuilles, il résulte qu'une pousse quelconque n'est symétrique que par rapport à un seul plan longitudinal, qui est perpendiculaire au plan médian commun de ses deux rangées de feuilles; en un mot, elle est bilatérale. Dans les pousses secondaires, tertiaires, etc., issues successivement de la pousse primaire, si la divergence de passage est chaque fois de 180 degrés, c'est-à-dire si le distique est et se maintient longitudinal, les plans de symétrie des pousses successives coïncident et la plante tout entière, considérée dans son ensemble, n'a qu'un seul plan de symétrie. C'est le cas de beaucoup le plus rare, que l'on observe notamment dans les Ivraies (*Lolium*). Le plus souvent, la divergence de passage est chaque fois de 90 degrés, c'est-à-dire que le distique est et se maintient transversal. Alors, les plans de symétrie de deux pousses successives sont perpendiculaires l'un à l'autre.

Chez ces plantes, c'est donc dans la gaine, et dans la gaine seulement, que s'accuse directement la dissymétrie de la feuille; mais elle peut aussi s'y manifester indirectement par la disposition des bourgeons axillaires. Quand il se fait un bourgeon surnuméraire à côté du bourgeon normal, qui occupe le milieu de l'aisselle, ce bourgeon est situé, en effet, alternativement à droite et à gauche du bourgeon normal dans les feuilles successives. Et cela permet de reconnaître encore la dissymétrie dans des feuilles qui sont complètement avortées, comme sont, dans l'inflorescence, toutes les bractées mères des rameaux terminés par les épillets. Dans la Deschampsie flexueuse (*Deschampsia flexuosa*), la Houque molle (*Holcus mollis*), etc., par exemple, à côté de chaque branche primaire de la panicule, il s'en forme une autre plus courte, située alternativement à droite et gauche, accusant ainsi la dissymétrie alternative de la bractée mère avortée.

2. *Dissymétrie dans le limbe.* — Comme second exemple, considérons les Rhaptopétalacées : Oubanguier (*Oubanguia*), Scytopétale (*Scytopetalum*), Brazzeier (*Brazzeia*) et Rhaptopétale (*Rhaptopetalum*), étudiées en détail dans un travail récent, inséré dans ce Recueil (1).

Les feuilles y sont isolées distiques, pétiolées, mais sans gaine, ni stipules, et c'est ici dans le limbe que s'exprime leur dissymétrie. Les deux moitiés en sont, en effet, inégales à la base, l'une plus large, descendant plus bas sur le pétiole, l'autre plus étroite, et si sur une feuille c'est la moitié droite qui est la plus large, sur la feuille suivante c'est la moitié gauche, de sorte que toutes les moitiés larges sont du même côté de la tige, toutes les moitiés étroites de l'autre, et que par conséquent la pousse tout entière n'est symétrique que par rapport au plan longitudinal perpendiculaire au plan médian commun des deux séries de feuilles : en un mot, elle est bilatérale.

---

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Rhaptopétalacées* (Ann. des Scienc. nat., Bot., 9^e^ série, I, p. 321, 1905).

A cette dissymétrie dans la forme s'ajoute ici une dissymétrie dans l'insertion. Chaque feuille est, en effet, comme il a été expliqué en son lieu, décurrente sur la tige, mais d'un côté seulement, alternativement à droite et à gauche, toujours du côté où le limbe a sa moitié la plus étroite. Il en résulte que le rameau offre deux côtes saillantes, rapprochées du même côté, renfermant chacune une méristèle corticale ; de sorte qu'il n'est lui-même, dans sa forme et dans sa structure, symétrique que par rapport à un seul plan, perpendiculaire au plan médian commun des deux séries de feuilles; en un mot, comme l'ensemble de la pousse, il est lui-même bilatéral.

3. *Dissymétrie à la fois dans les stipules et dans le limbe.* — Chez les Ulmacées : Orme (*Ulmus*), Planère (*Planera*), Micocoulier (*Celtis*), Trème (*Trema*), etc., où les feuilles sont toujours, comme on sait, isolées distiques, et qui seront notre troisième exemple, la dissymétrie de la feuille est beaucoup plus marquée que dans les deux cas précédents, parce qu'elle s'exprime à la fois dans la région basilaire, comme chez les Graminées, et dans la région terminale, comme chez les Rhaptopétalacées. Considérons notamment les Ormes et en particulier l'O. champêtre (*U. campestris*).

Les feuilles, qui sont pétiolées, y sont munies de stipules caduques. Leurs deux séries sont plus rapprochées d'un côté de la tige (petit côté) que de l'autre (grand côté), tandis que les bourgeons axillaires, déviés tous du grand côté, ont leurs deux séries exactement opposées. Il en résulte déjà que, dans sa conformation externe, la tige n'est symétrique que par rapport au plan longitudinal perpendiculaire au plan médian commun de ses bourgeons axillaires, qu'elle est, en un mot, bilatérale.

La feuille a ses deux stipules très inégales, la plus large et la plus longue située du grand côté, c'est-à-dire du côté du bourgeon. Son limbe a aussi ses deux moitiés très inégales à la base, la plus large descendant sur le pétiole plus bas que la plus étroite; il y a jusqu'à 4 et 5 millimètres de distance sur le pétiole entre les bases de ces deux moitiés. Contrairement à ce qu'on pourrait supposer, la moitié la plus large du limbe correspond à la stipule la plus petite, c'est-à-dire au petit côté de la tige. La feuille est donc ici nettement dissymétrique, à la fois dans sa partie basilaire, dans ses stipules, et dans sa partie terminale, dans son limbe, mais la dissymétrie s'y exprime en sens inverse dans ses deux parties. D'une feuille à l'autre change aussi le sens de la dissymétrie dans chacune de ces deux parties, de manière que les petites stipules et les grandes moitiés du limbe sont toutes du même côté de la tige, savoir de son petit côté, les grandes stipules et les petites moitiés du limbe toutes de l'autre côté, savoir de son grand côté, c'est-à-dire du côté des bourgeons axillaires. Plus encore que le rameau seul, comme il a été dit plus haut, la pousse tout entière, c'est-à-dire l'ensemble du rameau et de ses feuilles, n'a donc qu'un seul plan de symétrie, qui est le plan longitudinal perpendiculaire au plan médian commun de ses bourgeons axillaires.

Si l'on considère maintenant le bourgeon axillaire, on voit qu'il commence par des écailles en distique transversal, dont la première et la plus courte est toujours située vers la petite stipule, c'est-à-dire du petit côté de la tige, et alterne par conséquent d'un bourgeon au suivant. Ce bourgeon n'est symétrique que par rapport au plan longitudinal perpendiculaire au plan médian commun de ses écailles basilaires, et ce plan de symétrie coïncide avec le plan médian commun des bourgeons de la pousse précédente, lequel est, comme il vient d'être dit, perpendiculaire au plan de symétrie de cette pousse. Les plans de symétrie des pousses successives sont donc rectangulaires.

Les mêmes dispositions se retrouvent dans les Tiliacées à feuilles distiques, notamment les Tilleuls (*Tilia*) et, en particulier, le T. argenté (*T. argentea*). La différence de largeur des stipules y est encore très frappante sur les cicatrices qu'elles laissent après leur chute. Le limbe palminerve a ses deux moitiés inégales à la base, l'une plus large trinerve, l'autre plus étroite binerve, et c'est aussi, comme dans les Ulmacées, la moitié la plus large qui correspond à la stipule la plus étroite.

La dissymétrie de la feuille est plus connue, parce qu'elle est d'ordinaire plus accusée dans le limbe, chez les Bégoniacées, notamment les Bégonies (*Begonia*), qui ont aussi les feuilles isolées distiques. Ici encore, c'est alternativement la moitié droite et la moitié gauche du limbe qui est la plus large, de sorte que toutes les grandes moitiés sont du même côté de la tige, toutes les petites de l'autre, et que, dans son ensemble, la pousse est bilatérale.

Les deux stipules sont ici, il est vrai, de même grandeur ; mais pourtant l'une, alternativement celle de droite et celle de gauche, recouvre l'autre dans le bourgeon et, comme dans les deux exemples précédents, c'est la recouvrante, donc la plus développée, qui correspond à la petite moitié du limbe, à celle qui est enveloppée par l'autre dans le jeune âge. Encore ici, la dissymétrie s'exprime en sens inverse à la base de la feuille et à son sommet.

Elle se manifeste, au contraire, dans le même sens suivant toute la longueur de la feuille, dans une seconde catégorie de plantes à feuilles stipulées, dont voici quelques exemples.

Les Castanéacées à feuilles distiques, par exemple, notamment les Hêtres (*Fagus*) et les Châtaigniers (*Castanea*), ont aussi leurs deux séries de feuilles rapprochées d'un même côté du rameau, tandis que les deux séries de bourgeons axillaires sont restées en place, diamétralement opposées. Le limbe de la feuille y a aussi l'une de ses moitiés, alternativement la droite et la gauche, plus large à la base et descendant plus bas sur le pétiole, de telle sorte que toutes les moitiés larges sont situées du grand côté de la tige, toutes les moitiés étroites du petit côté. Les deux stipules aussi sont inégales, mais la plus large est toujours située du grand côté de la tige, la plus étroite du petit côté. D'où résulte que la stipule large correspond à la moitié large du limbe, la stipule étroite à la moitié étroite du limbe, et que la dissymétrie de la feuille s'accuse tout du long dans le même sens, contrairement à ce qui a lieu chez les Ulmacées, Tiliacées et Bégoniacées, étudiées plus haut.

Les choses se passent de la même manière chez les Corylacées : Coudrier (*Corylus*), Charme (*Carpinus*), Ostryer (*Ostrya*) et Ostryopse (*Ostryopsis*), où les feuilles sont aussi, comme on le sait, distiques. Le rapprochement des deux séries de feuilles, ainsi que la différence de largeur des deux limbes à la base, y sont seulement moins marqués que dans les exemples précédents. Mais la différence alternative de largeur des deux stipules y est toujours très nette et telle que c'est, comme dans les Castanéacées, la stipule large qui correspond à la moitié large du limbe. Cela suffit pour montrer que la feuille est, dans sa totalité, dissymétrique et dans le même sens tout du long.

Même dissymétrie simultanée du limbe et des stipules dans les feuilles isolées distiques des Irvingiacées : Irvingie (*Irvingia*), Irvingelle (*Irvingella*), Desbordésie (*Desbordesia*) et Klainedoxe (*Klainedoxa*), étudiées en détail dans un Mémoire spécial, publié récemment dans ce Recueil (1). Ici aussi, comme il a été expliqué, la grande stipule, qui enveloppe l'autre dans le bourgeon, correspond à la grande moitié du limbe, et la dissymétrie de la feuille est de même sens dans toute sa longueur.

Il en est de même encore dans nombre d'autres genres à feuilles isolées distiques, appartenant à diverses familles : par exemple dans le Laurier-cerise (*Laurocerasus*), parmi les Rosacées, dans le Gainier (*Cercis*), parmi les Légumineuses, etc.

4. *Conclusions.* — Les exemples précédents, qu'on pourrait multiplier, suffisent à justifier les conclusions suivantes :

1° Il y a souvent, entre la forme des feuilles et leur disposition sur la tige quand elle est distique, une relation exprimée par une dissymétrie alternative de la feuille, d'où résulte, parfois déjà pour le rameau lui-même, toujours pour l'ensemble de la pousse, une symétrie bilatérale ;

2° Cette dissymétrie peut ne se montrer que dans la région basilaire de la feuille, sa gaine (Graminées, etc.), ou ses stipules (Gainier, etc.) ; elle peut ne se manifester que dans sa région terminale, son limbe (Rhaptopétalacées, etc.) ; le plus souvent, elle s'accuse à la fois dans ses deux régions (Ulmacées, Castanéacées, Irvingiacées, etc.) ;

3° Dans le dernier cas, elle peut affecter dans le même sens toute la longueur de la feuille, sa région basilaire (gaine ou stipules), comme sa région terminale (limbe) (Castanéacées, Corylacées, Irvingiacées, Laurier-cerise, etc.), ou bien affecter en sens contraire ses deux régions (Ulmacées, Tiliacées, Bégoniacées, etc.).

---

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Irvingiacées* (Ann. des Sciences nat., Bot., 9^e série, I, p. 249, 1905).

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Contribution à l'étude de la Flore souterraine de la France, par M. J. Maheu 1
Recherches sur la germination des Palmiers, par M. C. Gatin 191
Recherches sur les variations de la structure des rhizomes, par M. A. Dauphiné 318
Remarques sur la fleur femelle des Charmes, des Aunes et des Pacaniers, par M. Ph. van Tieghem 369
Sur la dissymétrie des feuilles distiques, par M. Ph. van Tieghem 375

TABLE DES PLANCHES
ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

Planches I à XI. — Germination des Palmiers.
Figures dans le texte I à XXXV. — Flore souterraine de la France.
Figures dans le texte 1 à 57. — Germination des Palmiers.
Figures dans le texte 1 à 30. — Structure des rhizomes.

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

Dauphiné (A.). — Recherches sur les variations de la structure des rhizomes 318
Gatin (C.). — Recherches sur la germination des Palmiers 191
Maheu (J.). — Contribution à l'étude de la Flore souterraine de la France 1
Tieghem (Ph. van). — Remarques sur la fleur femelle des Charmes, des Aunes et des Pacaniers 369
Tieghem (Ph. van). — Sur la dissymétrie des feuilles distiques 375

CORBEIL. IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ